УДК 58 : 576.4

© А. Е. Васильев

О МЕХАНИЗМЕ ДВИЖЕНИЯ СПЕРМИЕВ[1]

A. E. VASSILYEV. ON THE MECHANISMS OF SPERM CELL MOVEMENT

Анализируется современная информация об особенностях движения спермиев, генеративной клетки и цитоплазмы вегетативной клетки в растущей пыльцевой трубке. Обсуждается также вопрос о движении спермиев в синергиде и женских гаметах при двойном оплодотворении. Приведены структурные данные о цитоскелете спермиев и окружающей их цитоплазмы других клеток, а также результаты экспериментов с обработкой цитоскелетными ингибиторами. Наиболее вероятно, что мужские клетки не содержат элементов цитоскелета, ответственных за генерирование их активного движения. Скорее всего их перемещение в пыльцевой трубке происходит путем скольжения окружающего мужские клетки и покрытого миозином участка плазмалеммы вегетативной клетки по неподвижным актиновым микрофиламентам последней. При разрушении плазмалеммы вегетативной клетки после вскрытия пыльцевой трубки в синергиде моторный белок миозин связывается с плазмалеммой спермиев, которые перемещаются по сохранившимся микрофиламентам синергиды: один — к яйцеклетке, другой — к центральной клетке. В женских клетках движение к их ядрам происходит по филаментам этих клеток. В целом механизм активного движения выглядит аналогичным таковому органелл пыльцевой трубки по ее микрофиламентам.

У животных мужские гаметы — сперматозоиды — активно движутся в капельно-жидкой среде к женским гаметам с помощью жгутикового аппарата. У большинства голосеменных и у всех покрытосеменных жгутики отсутствуют и доставка мужских гамет — спермиев — к женским осуществляется пыльцевой трубкой — выростом вегетативной клетки пыльцевого зерна, который растет апикальным ростом направленно в сторону женских гамет и длина которого может достигать многих сантиметров. Спермии — клетки необычные по сравнению с соматическими и женскими клетками, в частности они очень мелкие (размером с вегетативное ядро) и находятся внутри другой клетки (вегетативной). Благодаря этому их перенос к яйцеклетке не зависит от наличия капельно-жидкой влаги. Тем не менее, находясь внутри растущей вегетативной клетки (пыльцевой трубки), они в ней не остаются неподвижными, как не остаются неподвижными и после освобождения из трубки.

Проблема движения спермиев давно интересует исследователей. Подробный анализ литературы по этой проблеме начиная с момента пробуждения интереса к ней и кончая серединой 70-х годов дан в обзорной статье С. Н. Коробовой (1979). Тем не менее еще и в 1984 г. лидирующие специалисты в области эмбриологии растений Дж. ван Вент и М. Т. Виллемсе (русский перевод 1990 г.) писали (с. 330): «Пока же механизм движения спермиев остается неясным». Между тем прогресс, достигнутый в изучении цитоскелета, позволил в значительной степени приблизиться к решению этой проблемы. Анализу последних достижений в исследовании движения спермиев и посвящен настоящий обзор.

Первый вопрос, который при этом возникает: какие же движения характерны для спермиев (или генеративной клетки — их предшественницы в пыльцевой трубке)? Типы движения клеток и органелл сейчас значительно лучше изучены, чем еще несколько лет назад, что связано с усовершенствованием световых микроскопов. Так, клеточные органеллы, например митохондрии харовых водорослей, амилопласты

[1] Расширенный вариант доклада на секции анатомии РБО.

пыльцевых трубок, могут двигаться пассивно, увлекаемые током цитоплазмы, создаваемым движением элементов эндоплазматического ретикулума. Но эти же органеллы могут перемещаться и активно, независимо от тока цитоплазмы: быстрее, медленнее, не параллельно ему (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989b).

Для пыльцевых трубок характерно очень своеобразное — фонтанирующее — движение цитоплазмы. В центре трубки она течет акропетально, но, не доходя до апекса, цитоплазматический поток меняет направление на базипетальное, цитоплазма стекает по стенкам клетки. Однако ток цитоплазмы не увлекает ни спермии (или генеративную клетку), ни вегетативное ядро, которые занимают в пыльцевой трубке определенное, довольно постоянное положение, располагаясь ниже того места, где происходит смена направления цитоплазматического потока. Вместе с тем спермии и вегетативное ядро движутся, причем вместе (ядро обычно впереди), относительно пыльцевого зерна, удаляясь от него со скоростью, равной скорости роста пыльцевой трубки (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989d). Эта скорость может достигать значительной величины (у *Secale cereale* — до 15 мкм/мин: Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1988), сопоставимой с таковой клеточных органелл.

Однако постоянство расстояния спермиев от кончика пыльцевой трубки не абсолютно. Они способны к сальтационным, скачкообразным, перемещениям: вдруг начинают двигаться вперед быстрее тока цитоплазмы, останавливаются и начинают быстрое движение вспять. Обычно оба спермия сцеплены друг с другом и с вегетативным ядром, но они могут на время и расходиться. Кроме этого, выявлено и вращательное движение спермиев (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989d).

Из приведенных фактов следует, что спермии (и генеративная клетка) движутся в растущей пыльцевой трубке активно (а не пассивно, увлекаемые током цитоплазмы). Такой тип движения согласуется с каплевидной или веретеновидной в целом формой этих клеток.

Если установлено, что перемещение спермиев активное, то возникают вопросы: где находится двигатель и каков он? В настоящее время стало общепринятым мнение, что в эвкариотической клетке единственным двигателем, генерирующим ток цитоплазмы и органелл клетки, могут быть элементы цитоскелета (опорно-двигательного аппарата клетки) — микрофиламенты с транслокатором (моторным белком) миозином и микротрубочки с моторными белками кинезином и динеином (см. обзор: Васильев, 1996). Поэтому исследователи, используя комплекс методов (электронную микроскопию ультратонких срезов, включая криометоды подготовки препаратов, флуоресцентную иммуноцитохимию и цитохимию, обработку ингибиторами и др.), пытаются выяснить, какие элементы цитоскелета находятся в спермиях и какую роль они играют в генерировании их движения.

На довольно большом числе видов было показано, что как генеративная клетка, так и спермии содержат многочисленные микротрубочки, собранные по 10—25 в продольные пучки, число которых колеблется от 2 до нескольких десятков (Cresti et al., 1984, 1987; Derksen et al., 1985; Palevitz, Cresti, 1988; Zhou et al., 1990; Tiezzi, 1991, и др.). Предпочтительная ориентация этих тяжей совпадает с направлением перемещения клеток. Микротрубочки спермиев могут упираться концами в плазмалемму. Эти факты позволили некоторым авторам (Derksen et al., 1985; Lancelle et al., 1987) рассматривать микротрубочки как генераторы движения спермиев по типу амебоидного, при котором микротрубочки цитоплазмы спермиев скользят относительно друг друга, как в жгутиках, вызывая образование выступов и впадин на поверхности клетки, подобно тому как это наблюдается при амебоидном движении. В пользу этого предположения свидетельствовали очень неправильная и постоянно меняющаяся поверхность спермиев, образование выростов и впадин различного размера. S. Lancelle с соавт. (1987) пытались даже гомологизировать микротрубочковые тяжи (особенно те, которые располагаются в «хвосте» спермия) со жгутиками, хотя и рудиментарными, но все же сохранившими некоторую активность. Однако обработка пыльцевых трубок ингибиторами микротрубочкового скелета не оказывала влияния на движение спермиев и ток цитоплазмы в вегетативной клетке (Heslop-Har-

rison et al., 1988; Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989d). При этом форма клеток нарушалась. Этот веский аргумент заставил отказаться от предположения о роли собственного микротрубочкового скелета спермиев в генерировании их движения и признать за ним функцию контроля за формой клеток.

Оставался другой компонент опорно-двигательного аппарата клетки — микрофиламенты с миозином. В 1989 г. P. Taylor с соавт. применили метод флуоресцентной цитохимии на микрофиламенты при исследовании генеративной клетки и спермиев в пыльцевых трубках *Rhododendron*. В зоне расположения этих клеток наблюдалось свечение, которое вызывалось, по предположению авторов, их собственными микрофиламентами. Тем не менее авторы не решились высказаться за то, что эти элементы участвуют в генерировании движения, поскольку на других объектах и другими авторами эта точка зрения не подтверждалась. И сейчас все более популярной становится точка зрения, что в спермиях и генеративной клетке генераторы их движения отсутствуют. Об этом свидетельствуют факт отсутствия тока цитоплазмы и органелл в этих клетках (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989a, b), а также факт отсутствия движения изолированных спермиев в тех условиях, в которых подвижные клетки двигаются (Cass, 1973). Предположение, высказанное еще в 1953 г. K. Steffen на основании светооптического исследования спермиев *Impatiens*, о том, что мужские гаметы у этого вида способны к амебоидному движению, в дальнейшем не подтвердилось.

В то же время ингибиторы актино-миозиновой системы останавливают движение как цитоплазмы и вегетативного ядра самой растущей пыльцевой трубки, так и находящихся в ней спермиев (Franke et al., 1972; Mascarenhas, Lafontain, 1972; Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1988, 1989a—d; Heslop-Harrison et al., 1988, и др.). При этом было показано, что именно эта система генерирует ток цитоплазмы и органелл вегетативной клетки. Эти факты были весьма вескими аргументами в пользу того, что и движение спермиев вызывается данной системой. В конце 70-х годов в лаборатории M. Cresti в Сиене (Италия) в пыльцевой трубке *Petunia* были выявлены под электронным микроскопом микрофиламенты, которые находились в контакте с вегетативным ядром и генеративной клеткой (Cresti et al., 1976; Ciampolini, Cresti, 1977). В последней микрофиламенты отсутствовали (Cresti et al., 1976; Ciampolini, Cresti, 1977). Авторы предположили, что с движением генеративной клетки и спермиев связаны микрофиламенты вегетативной клетки. Дальнейшее развитие этих взглядов произошло лишь через 12 лет, когда J. Heslop-Harrison и Y. Heslop-Harrison (1989a), работавшие в то время в Эйбериствите (Англия), методом флуоресцентной цитохимии убедительно продемонстрировали на материале *Iris*, *Endymion*, *Hyacinthus* и *Helleborus* наличие в вегетативной клетке пыльцевой трубки продольных тяжей микрофиламентов, контактирующих с генеративной клеткой и вегетативным ядром. Именно эти тяжи ввели в заблуждение Taylor с соавт. (1989), посчитавшими, что они принадлежат генеративной клетке, что вполне объяснимо ввиду ее малого размера. Тяжи микрофиламентов, окружающие генеративную клетку, в цитоплазме пыльцевой трубки были выявлены и у *Nicotiana* (Derksen et al., 1995). Важно отметить, что на электронно-микроскопическом уровне после подготовки материала с применением криометодов тяжи были четко видны в цитоплазме пыльцевых трубок, но в то же время отсутствовали в генеративной клетке и спермиях (Lancelle et al., 1987).

J. Heslop-Harrison и Y. Heslop-Harrison (1989d) с помощью метода иммуноцитохимии выявили также на поверхности вегетативного ядра и генеративной клетки моторный белок микрофиламентов — миозин, отсутствующий внутри генеративной клетки. Они высказали убеждение, что миозин находится на плазмалемме вегетативной клетки, окружающей генеративное ядро. Эти выдающиеся исследователи пришли к выводу, что как вегетативное ядро, так и генеративная клетка движутся по тяжам микрофиламентов пыльцевой трубки за счет взаимодействия с миозином, покрывающим в первом случае оболочку вегетативного ядра и во втором — плазмалемму вегетативной клетки, окружающей генеративную клетку. Данные о наличии миозина на плазмалемме только вегетативной клетки, ограничивающей генеративную клетку

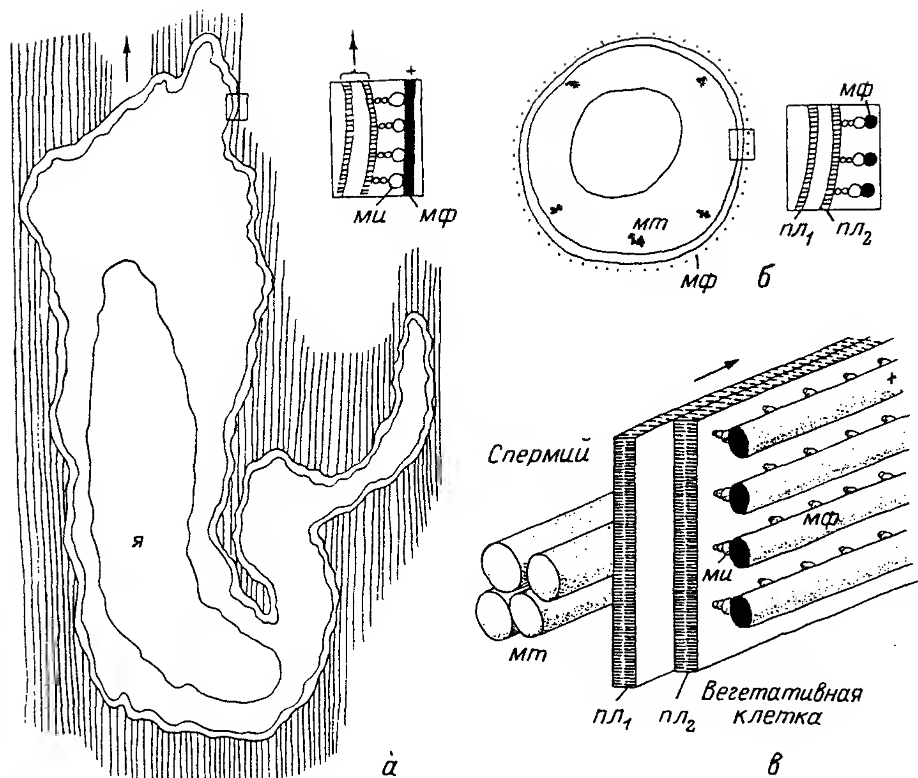


Рис. 1. Механизм поступательного движения спермиев по микрофиламентам в пыльцевой трубке (схема).

а, б — спермий на продольном (*а*) и поперечном (*б*) срезах после химической фиксации (между плазмалеммами клеток виден промежуток): на вставках показаны фрагменты срезов в зоне раздела спермия и вегетативной клетки при большом увеличении; *в* — фрагмент зоны раздела спермия и вегетативной клетки в объемном изображении после криофиксации (плазмалеммы контактируют). Стрелками показано направление движения спермия (в сторону плюс-конца микрофиламентов). *ми* — миозин, *мт* — микротрубочки спермия (на продольном срезе не показаны), *мф* — микрофиламент, $пл_1$ — плазмалемма спермия, $пл_2$ — плазмалемма вегетативной клетки, *я* — ядро спермия.

или спермии, были затем получены и другими авторами (Tang et al., 1989; Kohno et al., 1992; Miller et al., 1995; Tirlapur et al., 1995).

В то же время исследования, проведенные на пыльцевых трубках ряда растений, включая *Rhododendron* (Palevitz, Liu, 1992; Palevitz, Tiezzi, 1992; Pierson, Cresti, 1992), показали ошибочность мнения Taylor с соавт. (1989) и подтвердили правильность вывода J. и Y. Heslop-Harrison об отсутствии микрофиламентов в спермиях и генеративной клетке. Правда, миозин был выявлен у *Nicotiana* с помощью метода электронно-микроскопической иммуноцитохимии не только на поверхности вегетативного ядра и плазмалеммы вегетативной клетки, но и в самой генеративной клетке, однако встречался он только в связи с генеративным ядром, что исключало возможность его участия в генерировании движения всей клетки (Tirlapur et al., 1995).

Я попытался детализировать представление о механизме активного движения мужских гамет в пыльцевой трубке на основе актино-миозиновой системы, используя для объяснения этого процесса имеющуюся информацию о перемещении органелл в клетке по микрофиламентам (рис. 1). Спермии (как и дающая им начало генеративная клетка) представляют собой голые (без полисахаридной оболочки) клетки, окруженные двумя плазмалеммами — своей собственной и вегетативной клетки. На рис. 1, *а*, *б* между плазмалеммами показан небольшой промежуток, как это видно под электронным микроскопом на ультратонких срезах после обычной химической

фиксации, а на рис. 1, *в* мембраны изображены контактирующими друг с другом, как они выглядят после подготовки материала с помощью криометодов, дающих картину, более близкую к ситуации in vivo. Спермий имеет неровную поверхность и из элементов цитоскелета содержит только микротрубочки в виде продольных тяжей (рис. 1, *в*; на рис. 1, *а* они не показаны). С плазмалеммой вегетативной клетки, окружающей спермий, латерально контактируют многочисленные продольно направленные неподвижные микрофиламенты, ориентированные в случае поступательного движения клетки плюс-концами вперед. Плазмалемму вегетативной клетки покрывают молекулы моторного белка филаментов — миозина, осуществляющие перевод химической энергии АТФ в кинетическую, что и вызывает скольжение спермиев по неподвижным микрофиламентам. При внезапной смене направления движения, описанной у мужских гамет, последние вступают в контакт с микрофиламентами противоположной полярности (направленными плюс-концами назад).

Допустимо, что с плазмалеммой вегетативной клетки одновременно связываются противоположно ориентированные филаменты (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989d). В этом случае направление движения клетки будет определяться балансом сил: если сила, генерируемая током цитоплазмы пыльцевой трубки и взаимодействием миозина с филаментами, направленными плюс-концами вперед, больше силы, генерируемой взаимодействием с противоположно ориентированными филаментами, то клетка будет двигаться вперед; если первая сила меньше второй, то спермий будет смещаться назад; при равенстве сил или при дефиците АТФ клетка будет стоять в цитоплазматическом потоке.

Такой же механизм лежит в основе активного переноса вегетативного ядра и амилопластов по цитоплазме пыльцевой трубки (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1989d). В этом случае миозин локализуется на наружной мембране органелл вегетативной клетки. Удалось выделить из пыльцевых трубок интактные амилопласты и ввести их в цитоплазму клеток водоросли *Chara* (Kohno, Shimmen, 1988). В присутствии АТФ органеллы начинали скользить по тяжам микрофиламентов водорослевой клетки. В ближайшее время следует ожидать результатов опытов, связанных с изучением поведения изолированных спермиев после их инъекции в цитоплазму харовой клетки. Если они при этом начнут двигаться направленно, то это будет окончательным решением проблемы движения спермиев в пыльцевой трубке.

Следует отметить, что движение спермиев не является уникальным примером активного направленного перемещения одной клетки внутри цитоплазмы другой. Так, актино-миозиновая система клеток человека генерирует силу для быстрого движения в их цитоплазме клеток паразитической бактерии Listeria, лишенных самостоятельной подвижности (Tilney, Portnoy, 1989).

Пыльцевая трубка на завершающем этапе врастает в одну из синергид (как правило, в ту, которая имеет признаки дегенерации). Затем трубка вскрывается на кончике и ее содержимое вместе со спермиями изливается в дезорганизованную, с разрушенными мембранами синергидную цитоплазму. В этом, на первый взгляд, хаосе спермии направленно передвигаются: один — к плазмалемме яйцеклетки, другой — к плазмалемме центральной клетки, чтобы осуществить двойное оплодотворение. Недавно были получены сведения (иммуноцитохимические и криоэлектронно-микроскопические), основанные на материале 3 видов растений — *Nicotiana tabacum*, *Plumbago zeylanica* (Russell, Huang, 1994) и *Galanthus nivalis* (Bednara et al., 1994), о том, что в цитоплазме обеих синергид имеются продольные микрофиламенты, причем в одной из них (той, которая подвергнется дезорганизации) их заметно больше, чем в другой. После вхождения спермиев в эту синергиду ее микрофиламентный скелет сохраняется, но изменяет ориентацию, скапливаясь в виде двух «корон» в тех местах, по которым должны пройти спермии при оплодотворении, и соответствующим образом ориентируясь.

Эти данные указывают на то, что движение спермиев в синергиде происходит с помощью того же актино-миозинового механизма, который функционировал в пыльцевой трубке. Разница состоит только в том, что мужские клетки скользят по

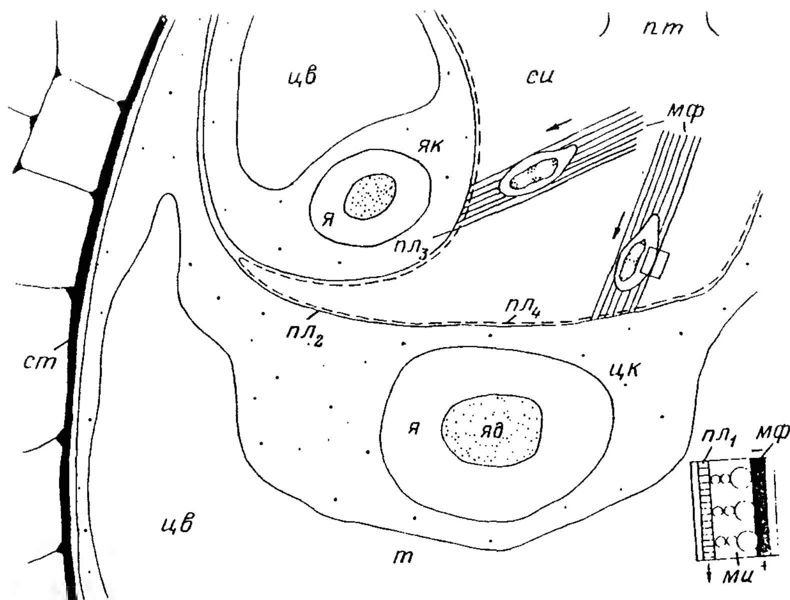


Рис. 2. Механизм движения спермиев из вскрывшейся в синергиде пыльцевой трубки по микрофиламентам синергиды к яйцеклетке и центральной клетке (схема).

На вставке показаны детали строения зоны раздела синергиды и спермия. Стрелками показано направление движения спермиев. *ми* — миозин, *мф* — микрофиламент, *пл*$_1$ — плазмалемма спермия, *пл*$_2$ — плазмалемма центральной клетки, *пл*$_3$ — плазмалемма яйцеклетки, *пл*$_4$ (штрихи) — разрушающаяся плазмалемма синергиды, *пт* — кончик вскрывшейся пыльцевой трубки, *си* — синергида, *ст* — стенка зародышевого мешка, *т* — тонопласт, *цв* — центральная вакуоль, *цк* — центральная клетка, *я* — ядро, *яд* — ядрышко, *як* — яйцеклетка.

микрофиламентам синергиды, а миозин покрывает собственную плазмалемму гамет (рис. 2). Сохранение активности цитоскелета синергиды в течение какого-то времени на стадии дезорганизации ее цитоплазмы до некоторой степени аналогично таковому клеток харовых водорослей, у которых экспериментальным путем удалялась часть содержимого (Shimmen, Yano, 1984; Shimmen, 1988, и др.).

Описанное выше представление совершенно по-новому решает проблему расхождения спермиев в синергиде, о которую ломалось столько копий эмбриологов (Коробова, 1979; Плющ, 1992). Оно находится в русле данных о том, что у высших растений движение цитоплазмы и органелл генерируется, как правило, актино-миозиновой системой (см. обзор: Васильев, 1996). Здесь уместно отметить, что так называемая щель — периплазматическое пространство в области контакта синергид с яйцеклеткой и центральной клеткой, в которую якобы попадают мужские гаметы непосредственно перед слиянием с женскими, скорее всего является артефактом химической фиксации материала. Об этом свидетельствуют отсутствие промежутка между плазмалеммами спермиев и вегетативной клетки в пыльцевой трубке после подготовки материала щадящими криометодами и его отчетливое выявление после обычных методов (Cresti et al., 1987).

Наконец, движение чаще всего уже одних ядер спермиев в яйцеклетке и центральной клетке перед слиянием их с женскими ядрами генерируется, очевидно, также актино-миозиновой системой. В этом случае мужские ядра вступают в контакт с микрофиламентами женских клеток, а их наружная мембрана покрывается миозином также женского происхождения. В пользу этого предположения свидетельствуют недавние данные о наличии радиально расходящихся от ядер в сторону клеточной периферии микрофиламентов в яйцеклетке и центральной клетке *Galanthus nivalis* (Bednara et al., 1994).

В заключение следует сказать, что, дав ответ на вопрос о механизме движения

спермиев, описанные выше представления ставят новый вопрос: а какой же механизм осуществляет регуляцию распределения и активности актино-миозиновой системы? Однозначного ответа на этот вопрос пока нет. Также нельзя ответить определенно, могут ли у разных таксонов семенных растений существовать разные механизмы движения мужских гамет. В этой связи интерес представляют последние данные о цитоскелете прорастающих пыльцевых зерен *Nicotiana* (Åström et al., 1995) и *Pyrus* (Tiwari, 1994). В пыльцевых зернах табака, исследованных методом светооптической цитохимии и иммуноцитохимии, с генеративной клеткой связаны одинаково (в сторону пóры прорастания) ориентированные тяжи микрофиламентов и микротрубочек. Обработка оризалином, разрушающим только микротрубочки, существенно замедляет перемещение генеративной клетки (и вегетативного ядра) из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку. H. Åström с соавт. (1995) высказывают предположение, что, хотя микротрубочковый скелет и не играет прямой роли в генерировании движения, он обеспечивает надлежащую ориентацию микрофиламентов, которые на нем закреплены. У груши при применении криометодов и изучении серийных полутонких срезов под электронным микроскопом не выявлены ни микротрубочки, ни микрофиламенты в цитоплазме вегетативной клетки вокруг генеративной клетки, хотя последняя при активации пыльцы начинает сальтационно двигаться. Но зато оба цитоскелетных элемента были видны в кортикальной зоне цитоплазмы генеративной клетки. Однако и здесь, несмотря на наличие собственного микрофиламентного скелета, сила для движения генеративной клетки, по мнению авторов, генерируется в вегетативной цитоплазме: клетка перемещается пассивно элементами эндоплазматического ретикулума, которые связаны с вегетативной плазмалеммой и активно движутся за счет филаментов, расположенных на удалении. Собственные же кортикальные микрофиламенты обеспечивают поддержание специфической формы генеративной клетки в пыльцевом зерне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 3. С. 293—325.

Вент Д. Л. ван, Виллемсе М. Т. М. Оплодотворение // Эмбриология растений. М., 1990. Т. 1. С. 317—366.

Коробова С. Н. Движение спермиев покрытосеменных растений в пыльцевой трубке и зародышевом мешке // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л., 1979. С. 5—19.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных растений. Киев, 1992. 145 с.

Åström H., Sorri O., Raudaskoski M. Role of microtubules in the movement of the vegetative nucleus and generative cell in tobacco pollen tubes // Sex. Plant Reprod. 1995. Vol. 8. N 2. P. 61—69.

Bednara J., Erdelska O., Van Lammeren A., Willemse M. T. M. The embryo sac cytoskeleton of *Galanthus nivalis* before and after fertilization // Frontiers in sexual plant reproduction research. 13 Int. Congr. Sex. Plant Reprod. Vienna, 1994. P. 60.

Cass D. D. An ultrastructure and Nomarski-interference study of the sperms of barley // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 3. P. 601—605.

Ciampolini F., Cresti M. Main ultrastructural features of *Petunia hybrida* pollen tube // Caryologia. 1977. Vol. 30. N 4. P. 487—488.

Cresti M., Colni F., Kapil R. N. Generative cells of some angiosperms, with particular reference to their microtubules // J. Submicrosc. Cytol. 1984. Vol. 16. N 3. P. 317—326.

Cresti M., Lancelle S. A., Hepler P. K. Structure of the generative cell wall complex after freeze substitution in pollen tubes of *Nicotiana* and *Impatiens* // J. Cell Sci. 1987. Vol. 88. Pt 3. P. 373—388.

Cresti M., Went J. L. van, Willemse M. T. M., Pacini E. Fibrous masses and cell and nucleus movement in the pollen tube of *Petunia hybrida* // Acta Bot. Neerl. 1976. Vol. 25. N 5. P. 381—383.

Derksen J., Pierson E. S., Traas J. A. Microtubules in vegetative and generative cells of pollen tubes // Europ. J. Cell Biol. 1985. Vol. 38. N 1. P. 142—148.

Derksen J., Rutten T., Amstel T. van et al. Regulation of pollen tube growth // Acta Bot. Neerl. 1995. Vol. 44. N 2. P. 93—119.

Franke W. W., Herth W., Woude W. J. van der, Morré D. J. Tubular and filamentous structures in pollen tubes: possible involvement as guide elements in protoplasmic streaming and vectorial migration of vesicles // Planta. 1972. Vol. 105. N 3. P. 317—341.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Organelle movement and fibrillar elements of the cytoskeleton in the angiosperm pollen tube // Sex. Plant Reprod. 1988. Vol. 1. N 1. P. 16—24.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Cytochalasin effects on structure and movement in the pollen tube of *Iris* // Sex. Plant Reprod. 1989a. Vol. 2. N 1. P. 27—37.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Actomyosin and movement of the angiosperm pollen tube: an interpretation of some recent results // Sex. Plant Reprod. 1989b. Vol. 2. N 4. P. 199—207.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Conformation and movement of the vegetative nucleus of the angiosperm pollen tube: association with the actin cytoskeleton // J. Cell Sci. 1989c. Vol. 93. Pt 2. P. 299—308.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. Myosin associated with the surfaces of organelles, vegetative nuclei and generative cells in angiosperm pollen grains and tubes // J. Cell Sci. 1989d. Vol. 94. Pt 2. P. 319—325.

Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y., Cresti M. et al. Cytoskeletal elements, cell shaping and movement in the angiosperm pollen tube // J. Cell Sci. 1988. Vol. 91. Pt 1. P. 49—60.

Kohno T., Shimmen T. Accelerated sliding of pollen tube organelles along Characeae actin bundles regulated by Ca^{+2} // J. Cell Biol. 1988. Vol. 106. N 5. P. 1539—1543.

Kohno T., Ishikawa R., Nagata T. et al. Partial purification of myosin from lily pollen tubes by monitoring with in vitro motility assay // Protoplasma. 1992. Vol. 170. N 2. P. 77—85.

Lancelle S. A., Cresti M., Hepler P. K. Ultrastructure of the cytoskeleton in freeze-substituted pollen tubes of *Nicotiana alata* // Protoplasma. 1987. Vol. 140. N 2-3. P. 141—150.

Mascarenhas J. P., Lafontain I. T. Protoplasmic streaming, cytochalasin B and the growth of the pollen tube // Tissue Cell. 1972. Vol. 8. N 1. P. 11—14.

Miller D. D., Scordilis S. P., Hepler P. K. Identification and localization of three classes of myosins in pollen tubes of *Lilium longiflorum* and *Nicotiana alata* // J. Cell Sci. 1995. Vol. 108. Pt 7. P. 2549—2563.

Palevitz B. A., Cresti M. Microtubule organization in the sperm of *Tradescantia virginiana* // Protoplasma. 1988. Vol. 146. N 1. P. 28—34.

Palevitz B. A., Liu B. Microfilaments (F-actin) in generative cells and sperms: an evaluation // Sex. Plant Reprod. 1992. Vol. 5. N 2. P. 89—100.

Palevitz B. A., Tiezzi A. Organization, composition, and function of the generative cell and sperm cytoskeleton // Int. Rev. Cytol. 1992. Vol. 140. P. 149—185.

Pierson E. S., Cresti M. Cytoskeleton and cytoplasmic organization of pollen and pollen tubes // Там же. 1992. Vol. 140. P. 73—125.

Russel S. D., Huang B.-Q. Gametes, cytoskeleton and fertilization in two flowering plant model systems // Frontiers in sexual plant reproduction research. 13 Int. Congr. Sex. Plant Reprod. Vienna, 1994. P. 22.

Shimmen T. Characean actin bundles as a tool for studying actomyosin-based motility // Bot. Mag. Tokyo. 1988. Vol. 101. N 1064. P. 533—544.

Shimmen T., Yano M. Active sliding movement of latex beads coated with skeletal muscle myosin on *Chara* actin bundles // Protoplasma. 1984. Vol. 121. N 1-2. P. 132—137.

Steffen K. Zytologische Untersuchungen an Pollenkorn und Pollenschlauch // Flora. 1953. Bd 93. H. 2. S. 140—174.

Tang X., Hepler P. K., Scordilis S. P. Immunochemical and immunocytochemical identification of a myosin heavy chain polypeptide in *Nicotiana* pollen tubes // J. Cell Sci. 1989. Vol. 92. Pt 4. P. 569—574.

Taylor P., Kenrick J., Li Y. et al. The male germ unit of *Rhododendron*: quantitative cytology, three dimensional reconstruction, isolation and detection using fluorescent probes // Sex. Plant Reprod. 1989. Vol. 2. N 4. P. 254—264.

Tiezzi A. The pollen tube cytoskeleton // Electron Microsc. Rev. 1991. Vol. 4. P. 205—219.

Tilney L. G., Portnoy D. A. Actin filaments and the growth, movement, and spread of the intracellular bacterial parasite, Listeria monocytogenes // J. Cell Biol. 1989. Vol. 109. N 4. P. 1597—1608.

Tirlapur U. K., Cai G., Faleri C. et al. Confocal imaging and immunogold electron microscopy of changes in distribution of myosin during pollen hydration, germination and pollen tube growth in *Nicotiana tabacum* // Europ. J. Cell Biol. 1995. Vol. 67. N 3. P. 209—217.

Tiwari S. C. An intermediate-voltage electron microscopic study of freeze-substituted generative

cell in pear (*Pyrus communis* L.): features with relevance to cell-cell communication between the two cells of a germinating pollen // Sex. Plant Reprod. 1994. Vol. 7. N 4. P. 177—186.

Zhou C., Zee S. Y., Yang H. Y. Microtubule organization of in situ and isolated generative cells in *Zephyranthes grandiflora* // Sex. Plant Reprod. 1990. Vol. 3. N 4. P. 213—218.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 II 1996

SUMMARY

The recent information on the movement patterns of sperms, generative cells and cytoplasm of the growing pollen tube was analysed. The problem of sperm movement in the synergid and female gametes in double fertilization was also discussed. Structural data were presented on the cytoskeleton of sperm cells and of the cytoplasm of other cells surrounding them as well as the results of treatment by cytoskeletal inhibitors. Most likely, male cells do not contain cytoskeletal elements responsible for their active movement. The movement obviously proceed in pollen tube by the gliding of the portion of vegetative plasmalemma surrounding male cells and coated with motor protein myosin along stationary actin filaments of the vegetative cells. After destruction of the vegetative cell plasmalemma in the synergid, myosin binds to the plasmalemma of the sperm cells which move along the still preserved synergid microfilaments, one toward the egg cell, the other toward the central cell. Movement of male cells inside female cells toward their nuclei occurs along microfilaments of female cells. The mechanism of active sperm movement appears analogues to that of organelles in the pollen tube along its microfilaments.

УДК 581.48 : 582.475

© И. Н. Третьякова

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МАКРОСТРОБИЛА У ВИДОВ СЕМЕЙСТВА СОСНОВЫХ (*PINACEAE*) В СИБИРИ

I. N. TRETYAKOVA. PATTERN OF SEED PRODUCTIVITY OF THE INDIVIDUAL MACROSTROBILI IN THE *PINACEAE* SPECIES IN SIBERIA

Исследована структура урожая женской шишки видов сем. *Pinaceae* (*Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Abies sibirica*), произрастающих в разных регионах Сибири. Показана видовая специфика по семенной продуктивности макростробила. Репродуктивная активность макростробила у *Pinus sylvestris* намного ниже по сравнению с таковой у *P. sibirica*, и особенно у *Abies sibirica*. В пределах вида средние значения показателей элементов структуры урожая значительных колебаний не претерпевают. Отмечена большая индивидуальная изменчивость по признаку семенной продуктивности макростробила, проявляющаяся особенно сильно в экстремальных условиях произрастания видов. Сделан вывод, что репродуктивная активность макростробила — способность его семенных чешуй продуцировать семена — является наиболее информативным показателем оценки урожайности женской шишки видов сем. *Pinaceae*.

Исследованию урожаев хвойных в лесном семеноведении и семеноводстве издавна уделялось большое внимание (Кобранов, 1911; Каппер, 1926; Тольский, 1927; Некрасова, 1960, 1972; Азниев, 1974; Ирошников, 1974; Козубов, 1974; Черепнин, 1980; Воробьев и др., 1989, и др.). Для оценки урожайности использовался ряд методов, сущность которых сводилась к изучению периодичности урожаев, числа шишек на дереве, размера шишки, количества семян, веса и цвета шишек и семян. На основании полученных данных было установлено, что бóльшая часть перечисленных выше показателей, по которым определяется урожай, изменяется в зависимости от географической долготы и широты, высоты над уровнем моря, погоды, возраста дерева и др. (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Тимофеев, 1972; Ирошников, 1974; Милютин, 1984; Воробьев и др., 1989, и др.).

Известно, что конечным результатом половой репродукции хвойных является семенная продуктивность макростробила. К сожалению, на основании имеющихся публикаций провести оценку семенной продуктивности макростробила у представителей сем. *Pinaceae* оказалось невозможным из-за отсутствия единой методики и, следовательно, разрозненности показателей, дающих представление о семеношении. Семенную продуктивность дерева (насаждения) оценивали, как правило, по выходу семян, шт., или по числу шишек на дереве и размеру шишек. Качество семян определяли массой 1000 шт. семян (Воробьев, 1964, 1965, 1984; Ирошников, 1964, 1974, 1978; Правдин, 1964; Некрасова, 1972; Черепнин, 1980, и др.).

Д. А. Сабинин (1971) при изучении физиологических процессов, протекающих при образовании зерна у злаковых культур, предложил ввести понятие структуры урожая. У хлебных злаков для определения структуры урожая учитываются следующие показатели: число колосоносных побегов в одном растении; число развитых цветков в колосе главного стебля; число развитых цветков в колосе побегов кущения; цветки, давшие семена на побег кущения, %; урожай зерна одного растения, %; средний вес одного зернышка, мг. Зная каждый из указанных показателей, можно выяснить, какой из элементов, определяющих урожай зерна, оказывается ответственным в рассматриваемых условиях. Таким образом, определяется структура урожая, отражающая картину половой репродукции растения.

Применение понятия структуры урожая, разработанного для злаковых культур, представляется очень перспективным для характеристики семеношения хвойных, так как позволяет оценить состояние генеративного развития макростробила. Е. Г. Минина и И. Н. Третьякова (1983) предлагают учитывать следующие элементы строения зрелой шишки, составляющие структуру урожая: длину и ширину, число семенных чешуй (общее, развитых), число семян (общее, развитых), число семенных чешуй, давших семена (общее, развитых), вес одного семени, мг. Выход семян, по мнению указанных выше авторов, следует оценивать по числу семенных чешуй, давших семена. Последний показатель наиболее правильно отражает характер семенной продуктивности макростробила.

В данной работе на основании унифицированных литературных данных и собственных исследований автора была составлена сводка, в которой нашли отражение средние значения показателей элементов структуры урожая видов сем. *Pinaceae*, произрастающих в разных регионах Сибири.

Материал и методы

Исследовались следующие виды сем. *Pinaceae* Lindl.: сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., сосна кедровая сибирская (кедр сибирский) *Pinus sibirica* Du Tour, пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. Оценку структуры урожая макростробила проводили по следующим показателям: по длине и ширине шишки, числу семенных чешуй, числу семян (общему, развитых). Выход семян (семенную продуктивность макростробила) оценивали по числу семенных чешуй, давших семена (всего и развитых). Принимая во внимание тот факт, что под каждой семенной чешуей формируются по 2 семяпочки, при расчете семенной продуктивности макростробила учитывали число семенных чешуй, давших семеиа, уменьшенное вдвое. Определение проводили по формуле $A = \frac{n}{N} \cdot 100\ \%$, где A — семенная продуктивность макростробила, n — число семян (общее, развитых), N — общее число семенных чешуй.

Результаты и их обсуждение

Pinus sylvestris

Несмотря на большое число публикаций, посвященных исследованию семеношения у *P. sylvestris*, семенная продуктивность макростробила данного вида оказалась неизученной. Женская шишка у *P. sylvestris* хорошо исследована только в отношении ее размеров (Сукачев, 1905; Sokolowski, 1931 (1932); Мишуков, 1966; Сунцов, 1984; Князева, 1985; Дворецкий, 1993, и др.). Длина шишки у *P. sylvestris* варьирует от 20 (Швеция; Sylven, 1916—1917; Шотландия; Правдин, 1964) до 47 мм (Бурятия; Лигачев, 1962). Ширина шишки колеблется от 1 (Приобье; Некрасова, 1984) до 24 мм (Бурятия; Лигачев, 1962). Масса 1000 шт. семян колеблется от 2.5 (Швеция; Sylven, 1916—1917; Шотландия; Правдин, 1964) до 10.7 (Семипалатинская обл.; Седельникова, 1965). У *P. sylvestris* в макростробиле закладывается 48—93 семенных чешуй, из них развитых (фертильных) — 44—66. Следовательно, теоретически потенциальный урожай женской шишки у сосны должен быть очень высоким: число продуцируемых семян должно достигать 88—132 шт. на 1 макростробил. Практически оказалось, что в женской шишке сосны развивается намного меньше семян (14—35 шт. на 1 макростробил), из них развитые семена составляют еще меньшую величину (9—28 шт.). Таким образом, у *P. sylvestris* всего 11.6—25 % семенных чешуй участвуют в семяобразовании. Это значит, что семенная продуктивность макростробила сосны очень низкая. Потенциальный урожай у данного вида не реализуется полностью.

Низкая семенная продуктивность макростробила у *P. sylvestris* сохраняется на протяжении всего ареала данного вида. Например, в центре ареала (Приангарье,

ТАБЛИЦА 1

Семенная продуктивность макростробила, %, у различных форм *Pinus sylvestris*, произрастающих в разных регионах Сибири

Форма дерева	Красноярская лесостепь	Форма дерева	Южное Забайкалье	Форма дерева	Центральная Якутия
Узкопирамидальная	0.9	Узкопирамидальная	1.8	Плакучая	0
				»	14.1
Типичная	9.7	Плакучая	0.6	Типичная	10.5
»	11.9	Женская	2.3	»	8.1
»	20.0	сексуализация		»	3.8
»	19.0	Мужская	6.6	»	9.8
»	14.5	сексуализация		»	12.7
»	10.7	Опухоли	4.4	Опухоли	2.7

Приобское плато) выход семян из шишки составил 18 и 11.6 % (Кузьмина, 1978), на северной границе ареала (Якутия) — 11.8 %. Кроме того, в северных районах резко возрастает доля пустых семян, а также семян с недоразвитым зародышем и наличием полиэмбрионии (Третьякова, 1991). Крайне низкая семенная продуктивность макростробила у *P. sylvestris* (не выше 6.6 %) была отмечена в изолированных борах на юго-восточной границе ареала.

По показателям семенной продуктивности макростробила у *P. sylvestris* наблюдается большая индивидуальная изменчивость в одних и тех же условиях произрастания. В каждой популяции по рассматриваемым показателям выделяются стерильные и высокопродуктивные особи. В экстремальных условиях произрастания эти различия выражены еще более четко. В табл. 1 приведены примеры семенной продуктивности макростробила у стерильных и фертильных форм *P. sylvestris*, произрастающих в разных регионах Сибири. Заслуживают внимания показатели семенной продуктивности макростробила у плакучих особей. У ряда таких особей женские шишки не отличаются по внешнему виду и размерам от макростробилов других деревьев (шишка 39 мм дл. и 19 мм шир., число семенных чешуй 73). Однако в макростробиле плакучих особей часто не развивается ни одного семени. Семенная продуктивность макростробила близка к нулю. Результаты цитоэмбриологического изучения макростробила у плакучих индивидуумов сосны позволили установить у них наличие чисто женской стерильности, обусловленной отсутствием макроспорогенеза даже при наличии пыльцы на нуцеллусе (Третьякова, 1990). Аналогичная картина развития стерильных макростробилов у типичных особей *P. sylvestris* была описана ранее (Свинцова, 1980).

Таким образом, размеры шишки являются показателем структуры урожая, не всегда верно отражающим картину урожайности особи (вида). Для оценки структуры урожая женской шишки необходимо иметь представление о репродуктивной активности макростробила — способности его семенных чешуй продуцировать семена.

Pinus sibirica

Женская шишка у *P. sibirica* по показателям структуры урожая отличается от таковой у *P. sylvestris*. Макростробилы у *P. sibirica* значительно крупнее, чем у *P. sylvestris*. Длина их колеблется от 47.5 (Тундровые леса; Мамаев, 1972) до 70 мм (Западные Саяны; Ирошников, 1974), ширина — от 37 (Западная Сибирь; Некрасова, 1972) до 56 мм (Лено-Илимское междуречье; Ирошников и др., 1963). Число семенных чешуй, составляющих женскую шишку, у *P. sibirica* (41—83) оказалось близким к таковому у *P. sylvestris*; при этом развитых чешуй — 21.4—56. Семенная

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность отдельных деревьев *Pinus sibirica* в западно-саянской популяции

№ дерева	Число семенных чешуй, давших семена, %	
	всего	развитых
492	65	55
475	68.5	64.5
704	61.5	28.9
217	41.4	37.8
808	35.5	29.5

продуктивность макростробила у *P. sibirica* выше, чем у *P. sylvestris*. В кедровниках Западных Саян (Третьякова, 1991) и Зауралья (Мамаев, 1972) выход семян из шишки составил 44—68.5 %, т. е. значительная часть семенных чешуй макростробила участвовала в семяобразовании. В Западной Сибири (Некрасова, 1972), в горах Монголии (Милютин и др., 1988) и Алтая (Воробьев, 1984) семенная продуктивность макростробила была меньше — 27.9, 21.5 и 21.9 % соответственно.

По ряду показателей элементов структуры *P. sibirica* можно выделить северные и высокогорные районы, в которых у этого вида длина шишки, число семенных чешуй и выход семян оказались значительно меньше (Кузичкин, 1984). В условиях низкогорья Западных Саян, Алтая и Урала формируются высокоурожайные кедровники (Ирошников, 1963, 1964, 1974). Большая часть семенных чешуй макростробила у *P. sibirica* в этих районах способна к нормальному семяобразованию. По данным А. И. Ирошникова (1974), у деревьев в низкогорьях Западных Саян преобладают нормально развитые полнозернистые семена. Содержание семян без зародыша колеблется в пределах 0.1—1 %, полиэмбриональных — в пределах 0.2—3.0 %. Наряду с этим в низкогорных популяциях встречаются особи, формирующие стабильно стерильные семена — полиэмбриональные, недоразвитые, пустые и без зародыша. Особого внимания в западно-саянской популяции *P. sibirica* заслуживают редко встречающиеся генотипы деревьев с признаками акселерации женских шишек. У таких особей развитие женских шишек и формирование семян происходят в течение одного вегетационного периода вместо двух. У аномальных генотипов деревьев во второй половине лета происходит разрастание семенных чешуй макростробила (Ирошников, 1974), наблюдается усиление физиологических и биохимических процессов (Минина, Ларионова, 1979), отмечается акселерация эмбриологических процессов, идущих до созревания яйцеклетки, формируются семена без зародыша (Третьякова, 1990).

Индивидуальная изменчивость семенной продуктивности у *P. sibirica* в одних и тех же условиях произрастания высокая (табл. 2), так же как у сосны обыкновенной *P. sylvestris*.

Из приведенных цифр видно, что у особей 492 и 475 семенная продуктивность шишки высокая. У особи 704 семенная продуктивность макростробила не отличается от таковой у предшествующих деревьев, однако число семенных чешуй, давших развитые семена, заметно ниже (28.9 %). По данным рентгенографического анализа, для рассматриваемого дерева характерно стабильное продуцирование недоразвитых семян — 50—53 % (Ирошников, 1974). Дерево 217, у которого выход семян из шишки составил менее 50 %, характеризуется наличием большого числа пустых семян (24—55 %). Дерево 808 аномальное, от всех других оно отличается особенностью формирования женской шишки. Часть шишек у него развивается по обычному 2-летнему генеративному циклу и характеризуется сильно выраженной полиэмбрионией (38—44 %) (Ирошников, 1974). Семенная продуктивность таких шишек составила только 35.5 %, выход развитых семян — 29.5 %. Другая часть шишек этого

дерева формируется по 1-летнему генеративному циклу и образует вполне развитые семена без зародыша.

В целом репродуктивная активность макростробила у *P. sibirica* выше, чем у *P. sylvestris*. Значительная часть семенных чешуй у *P. sibirica* является фертильной и способна формировать развитые семена.

Abies sibirica

У *A. sibirica* описывались формирование и динамика урожаев (Сукачев, 1934; Фалалеев, 1964; Савченко, 1966; Рябинков, 1970, 1975); половая репродукция этого вида отражена лишь в немногих работах (Рябинков, 1970, 1975; Некрасова, Рябинков, 1978). Поэтому составить представление о семенной продуктивности макростробила у *A. sibirica* на основании литературных данных не представляется возможным. Анализ структуры урожая у *A. sibirica* был проведен нами при исследовании половой репродукции пихтарников в горах Южной Сибири — Хамар-Дабана, Западных и Восточных Саян.[1]

Из результатов исследования видно, что у *A. sibirica* показатели элементов структуры урожая шишки значительно отличаются от таковых у других представителей сем. *Pinaceae*, в частности рода *Pinus* (табл. 3). Размеры женской шишки у пихты, растущей в низкогорье хр. Хамар-Дабан и гор Западных и Восточных Саян, составили 65—76 мм дл. и 25—26 мм шир., в условиях высокогорья они оказались значительно меньше — 40—49 и 17—19 мм соответственно.

Семенных чешуй в макростробиле у *Abies sibirica* закладывается в 2 раза больше, чем у *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. Семенная продуктивность макростробила пихты исключительно высокая. Формируются 152—251 семенных чешуй и 226—300 семян на макростробил. Бóльшая часть (77—85.5 %) семенных чешуй женской шишки пихты участвует в семяобразовании. В условиях высокогорья все перечисленные выше параметры, составляющие структуру урожая у пихты, оказались меньше. Однако выход семян из шишки достаточно высокий. В этих же условиях значительно снижается выход развитых семян (55.8 и 46.8 %; табл. 3).

Высокая семенная продуктивность отмечена и у других видов пихты. Например, у *Abies balsamea* закладываются 132 семенные чешуи, из них 94 образуют нормальные, вполне развитые семена (Schooley, 1967). По данным G. Powell (1970), у *A. balsamea* продуцируются 141 семенная чешуя (из них 117 развитых) и 234 семени

ТАБЛИЦА 3

Средние показатели структуры урожая макростробила у *Abies sibirica*

Место произрастания	Размер шишки, мм		Число семенных чешуй, шт.	
	общий	ширина	общее	развитых
Западная Сибирь (Некрасова, Рябинков, 1978)	65±1.5	26±0.2	169	113
Западные Саяны:				
низкогорье	66±4.0	26±2.1	152±5.1	130±4.8
высокогорье	49±2.5	19±0.5	105±4.9	78±4.9
Восточные Саяны:				
низкогорье	75±1.4	26±0.6	168±3.8	142±3.7
Хамар-Дабан:				
низкогорье	76±2.7	25±2.1	251±9.9	180±5.2
высокогорье	40±4.6	17±0.4	115±4.6	80±7.0

[1] В сборе и обработке материала принимал участие Е. В. Бажина.

Место произрастания	Число семян, шт.		Число семенных чешуй, давших семена, %		Масса 1000 шт. семян, г
	общее	развитых	всего	развитых	
Западная Сибирь (Некрасова, Рябинков, 1978)	226	—	77	—	12.6
Западные Саяны:					
низкогорье	260±9.1	238±9.1	85.5±5.7	78.4±4.2	11.7
высокогорье	145±11.1	125±10.9	67.5±2.8	55.8±3.7	10.2
Восточные Саяны:					
низкогорье	277±6.3	231±5.5	83±0.8	69±1.3	—
Хамар-Дабан:					
низкогорье	300±11.3	251±9.9	81.3±1.3	69±1.1	—
высокогорье	137±5.9	103±4.1	66±3.0	47±5.1	—

Примечание. «—» — определение не проводилось.

ТАБЛИЦА 4

Качество семян у *Abies sibirica*, %

Качество семян	Хамар-Дабан		Восточные Саяны, низкогорье	Западные Саяны, высокогорье
	низкогорье	высокогорье		
Полнозернистые	20.0	14.2	20.7	7.6
Стерильные	80.0	85.1	79.3	92.4

на макростробил. Следовательно, семенная продуктивность последнего составляет 81 %. У другого вида пихты — *A. firma* — в средней части шишки формируется 30—35 % развитых семян от общего числа имеющихся (67 от 211) (Matsuura, 1961).

При такой высокой семенной продуктивности макростробила у *A. sibirica* качество семян оказалось очень низким. Согласно результатам рентгенографического анализа (табл. 4), продуцируемые семена у *Abies sibirica* оказались в значительном числе стерильными — недоразвитыми, пустыми, поврежденными энтомовредителями. В районах низкогорья число полнозернистых семян у пихты составляет не более 20.7 %, в горах оно еще меньше — 14.2 (Хамар-Дабан) и 7.6 % (Западные Саяны).

Таким образом, высокая потенциальная семенная продуктивность макростробила у *A. sibirica* оказалась почти не реализованной. У данного вида происходит напрасная трата репродуктивного потенциала. Причины данного феномена изучаются.

Выводы

Анализ структуры урожая женской шишки представителей сем. *Pinaceae* показал, что семенная продуктивность макростробила значительно варьирует на уровне вида, популяций и отдельных особей. Отмечена видовая специфика по этому признаку. У *Pinus sylvestris* фертильная зона семенных чешуй намного меньше (0.6—25 %) по сравнению с *P. sibirica* (27.9—65.8 %), и особенно с *Abies sibirica* (46.8—85.5 %).

В пределах вида значительных колебаний средних значений показателей элементов структуры урожая не происходит. Наблюдается снижение семенной продуктивности макростробила на юго-восточной границе ареала и в высокогорных условиях произрастания.

Индивидуальная изменчивость рассматриваемых показателей в одних и тех же условиях произрастания чрезвычайно высокая. По семенной продуктивности макростробила в каждой популяции выделяются стерильные и высокопродуктивные особи. В экстремальных условиях произрастания это разделение выражено еще более четко. Вероятно, в более жестких условиях существования вида сильнее проявляется индивидуальная изменчивость составляющих его особей по репродуктивной активности макростробила.

Способность макростробила разных видов сем. *Pinaceae* продуцировать семена отражает эмбриолого-физиологические процессы, протекающие в нем. Нарушения в развитии эмбриологических структур, возникающие у аномальных деревьев рассматриваемого семейства, как было показано ранее (Третьякова, 1990), оказались тесно сопряжены со стерильностью семенных чешуй макростробила.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азниев Ю. Н. Закономерности семеношения сосны обыкновенной в Белоруссии: Автореф. дис. ... д-ра с.-хоз. наук. Минск, 1974. 27 с.

Воробьев В. Н. Плодоношение кедра сибирского по высотным подпоясам Северо-Восточного Алтая // Изв. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1964. Вып. 3. № 12. С. 86—90.

Воробьев В. Н. Плодоношение кедра сибирского // Леса горного Алтая. М., 1965. 157 с.

Воробьев В. Н. Структура женского яруса крон кедра сибирского // Экология семенного размножения хвойных Сибири. Новосибирск, 1984. С. 5—13.

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол у кедра сибирского. Новосибирск, 1989. 165 с.

Дворецкий Н. И. Изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье // Лесоведение. 1993. № 14. С. 77—80.

Ирошников А. И. Полиморфизм кедра в Западном Саяне // Тр. ИЛиД СО АН СССР. М., 1963. Т. 67. С. 104—119.

Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., 1964. С. 44—57.

Ирошников А. И. Изменчивость некоторых морфологических признаков и эколого-физиологические свойства кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 77—103.

Ирошников А. И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной юго-восточной части ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. С. 76—95.

Ирошников А. И., Лебков В. Ф., Чередникова Ю. С. Плодоношение кедровников Лено-Илимского междуречья // Тр. ИЛиД СО АН СССР. М., 1963. Т. 57. С. 35—75.

Князева Л. А. Морфологические признаки шишек и семян сосны обыкновенной в сухой степи Западного Казахстана // Тез. докл. II Всесоюз. симп. по половому размножению хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 85—86.

Каппер О. Г. Репродуктивная способность сосновых насаждений в южных областях СССР // Зап. Воронежск. с.-хоз. ин-та. Воронеж, 1926. Т. 6. С. 1—22.

Кобранов Н. П. Из области лесного семеноведения // Лесной журн. 1911. Вып. 9. № 10. С. 1373—1403.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л., 1974. 136 с.

Кузичкин А. А. Экологическая разнокачественность шишек и семян кедра сибирского в средне- и южнотаежных районах Западной Сибири // Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск, 1984. С. 39—51.

Кузьмина Н. А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. С. 96—120.

Лигачев И. И. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР // Тр. ИЛиД СО АН СССР. М., 1962. Т. 54. С. 189—229.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 283 с.

Милютин Л. И. Семеношение и качество семян лиственницы в Забайкалье // Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск, 1984. С. 88—95.

Милютин Л. И., Сунцов А. В., Жамьянсурэн С. Генетико-селекционные особенности основных лесообразующих пород Восточного Хэнтэя // Леса МНР. Лиственничные леса Восточного Хэнтэя. М., 1988. С. 75—119.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 215 с.
Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 200 с.
Мишуков Н. П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1966. 26 с.
Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, 1960. 131 с.
Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 272 с.
Некрасова Т. П. Качество шишек и семян сосны обыкновенной на семенных участках в лесостепи Приобского плато // Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск, 1984. С. 51—63.
Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1978. 149 с.
Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М., 1964. 190 с.
Рябинков А. П. Начало фазы семеношения пихты сибирской в условиях Салаира // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1970. Вып. 3. № 15. С. 169—173.
Рябинков А. П. Изменчивость плодоношения пихты сибирской в условиях Салаира // Изменчивость семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1975. С. 87—95.
Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений. М., 1971. 512 с.
Савченко А. М. Лесовосстановительные процессы в пихтовых лесах междуречья Чулыма и Енисея: Автореф. дис. ... канд. с.-хоз. наук. Красноярск, 1966. 24 с.
Свинцова В. В. Цитоэмбриологическое изучение стерильной формы сосны обыкновенной // Лесное семеноводство. Воронеж, 1980. С. 51—63.
Седельникова И. В. Цветение и семеношение сосны ленточных боров Прииртышья // Тр. Казахск. науч.-иссл. ин-та лесного хозяйства. 1965. Т. 5. С. 70—82.
Сукачев В. Н. О болотной сосне // Лесной журн. 1905. № 3. С. 354—372.
Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. М.—Л., 1934. 614 с.
Сунцов А. В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве // Изменчивость и интродукция древесных пород Сибири. Красноярск, 1984. С. 124—132.
Тимофеев В. П. Структура урожаев семян в сосновых, еловых и лиственничных насаждениях // Генетика и селекция лесных пород. Каунас, 1972. С. 33—70.
Тольский А. П. Частное лесоводство. Ч. 1. Лесное семеноведение. Л., 1927. XVI, 260 с.
Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. (Физиологические аспекты). Новосибирск, 1990. 157 с.
Третьякова И. Н. Эмбриолого-физиологические основы семеношения хвойных в Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 34 с.
Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М., 1964. 106 с.
Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск, 1980. 182 с.
Matsuura T. Morphological and physiological changes in development of todo fir cones and seeds // Ann. Report of the Hokkaido Branch Forest Experimental Station. 1961. P. 34—41.
Powell G. R. Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea* // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 2. P. 419—428.
Shooley H. O. Aberrant ovulate cone in Balsam fir // Forest Sci. 1967. Vol. 13. N 1. P. 102—104.
Sokolowski S. Prace biometryczhe had rasami sosni zwyczajney (*Pinus sylvestris* L.) na ziomach Polski // Krakow Nakt. PAN. Skk. g. Cicbothnera i Wolffa. 1931 (1932). S. 1—106.
Sylven N. Den nordsvenska tallen // Meddelanden fran Statens skogsforsoksan stalt. Stockholm, 1916—1917. H. 13-14. S. 9—110.

Институт леса им. В. Н. Сукачева РАН
Красноярск

Получено 19 IV 1995

SUMMARY

The seed productivity of the individual macrostrobili in *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* and *Abies sibirica* varies among species, populations and individual trees. The fertile zone of the seed scales in *Pinus sylvestris* is smaller than in *P. sibirica* and especially in *Abies sibirica*. The decrease of macrostrobilus seed productivity is observed near the south-eastern border of the area and in high mountains. As for the seed productivity, there are sterile and fertile trees in every population. The ability of the macrostrobili in the *Pinaceae* species to produce seeds results from the embryological and physiological processes occurring in them.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.251; 581.526.325; 581.524.441 (268)

© Yu. B. Okolodkov

BIOGEOGRAPHY OF ARCTIC-BOREAL AND BIPOLAR DINOFLAGELLATES

Ю. Б. ОКОЛОДКОВ. БИОГЕОГРАФИЯ АРКТОБОРЕАЛЬНЫХ И БИПОЛЯРНЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛАТ

The geographical distribution of 5 Arctic-boreal (*Alexandrium ostenfeldii, Amylax triacantha, Ceratium arcticum, Dinophysis norvegica* and *Peridiniella catenata*) and 4 bipolar (*Dinophysis arctica, Protoperidinium islandicum, P. saltans* and *P. thulesense*) dinoflagellates revealed out of about 270 dinoflagellates recorded from the Arctic have been analysed. The species ranges are presented. All the species concerned except *Protoperidinium saltans* show circumpolarity in distribution. The circumpolarity along with the longitudinal extension of the ranges bear witness to the unity of the Arctic-boreal biogeographical zone. The percentage of endemics of this zone among dinoflagellates is 2 %, no purely Arctic species having been found. The percentage mentioned is in contrast to that for the Antarctic among dinoflagellates (80—85 %), and to the share of Arctic-boreal species among diatoms in the White Sea (ca 36 %), the Barents Sea (33.3 %) and the Chukchi Sea (27.7 %). The southernmost record of Arctic-boreal dinoflagellates hitherto known from the literature is for *Amylax triacantha* from the Pacific coast of Mexico, at 23 °N.

Species ranges maps and lists of species are the subject of biogeography (Беклемишев, Семина, 1986). The analysis of the planktonic diatom species ranges allowed C. W. Beklemishev and H. J. Semina (Беклемишев, Семина, 1986) to distinguish three biogeographical zones in the world ocean: the Arctic-boreal, Tropical and Antarctic zones. The same phytogeographical zones were previously distinguished within the Pacific Ocean, and 8 types of species ranges including Arctic-boreal and bipolar were established (Семина, 1967, 1974). The southern boundary of the Arctic-boreal zone was determined on the basis of the Arctic-boreal and bipolar species ranges. According to H. J. Semina and S. S. Levashova (1993), at present, the maps of 65 diatom species ranges and only 2 dinoflagellate species ranges may be considered reliable for the whole world ocean, namely, for *Pyrocystis noctiluca* Murray ex Haeckel (cited as *P. pseudonoctiluca* Wyville-Thompson in Murray) and *Ceratium deflexum* (Kof.) Jörg. (Семина и др., 1977).

Out of about 270 dinoflagellate reported from the Arctic, there are no more than 10 Arctic-boreal and bipolar species. For the most part their taxonomy is confusing, and their distribution is unclear, at least, some records are doubtful and hardly explicable. In any case, being exceeded in biodiversity only by diatoms in marine Arctic environment, dinoflagellates include much less percentage of Arctic-boreal species compared with diatoms. In the present paper the taxonomy and the world ranges of the species pretending to be called Arctic-boreal and bipolar are discussed.

Material and methods

Based on the materials collected on 16 expeditions to all the Eurasian Arctic seas, in the period 1980—1993, some samples from the North Atlantic, and on more than 400 literary sources, the world ranges of 220 dinoflagellate species recorded in the Arctic were made up. Because of a great number of works, they are not cited here. The morphology of thecae of 6 species (marked with an asterisk in the text) out of the 9 dealt

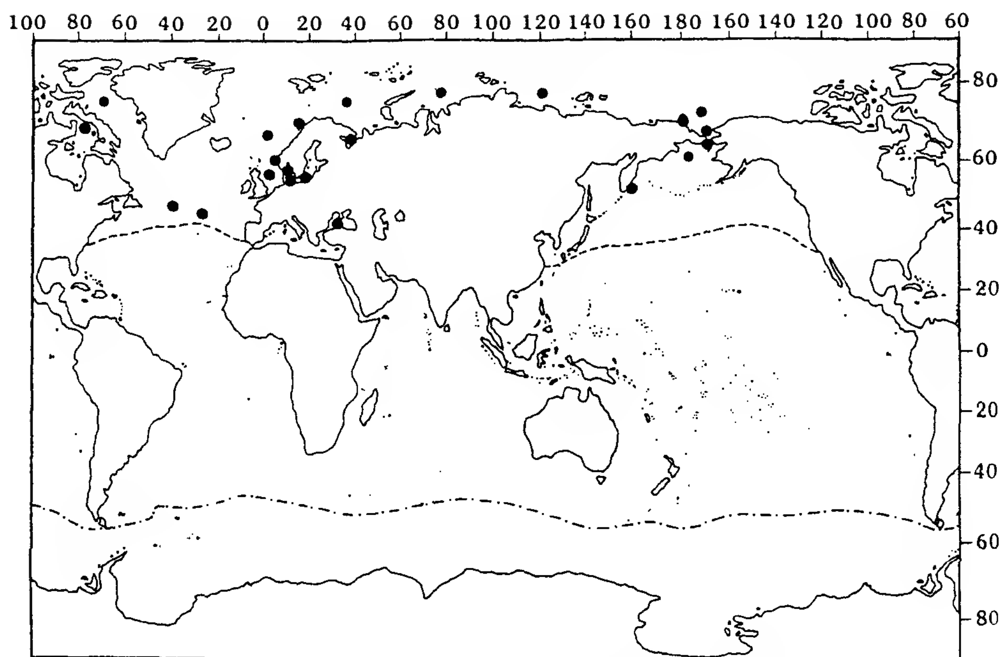


Fig. 1. Distribution of *Alexandrium ostenfeldii*.

In figures 1 to 10 filled circles and triangles mean occurrences of the species, dotted line means the so-called Ortmann Line approximately corresponding to the 15 °C isotherm, and dotdashed line means the Antarctic Convergence.

with in this paper was examined on the materials being at the author's disposal. Besides, the illustrations of the species under discussion in all accessible literature were analysed.

Results

A total of 9 dinoflagellates species that may be referred to as Arctic-boreal and bipolar have been revealed. Their distribution is discussed below.

Arctic-boreal dinoflagellates

* *Alexandrium ostenfeldii* (Pauls.) Balech et Tangen, 1985.

Although the records of *A. ostenfeldii* which is rather rare are not so numerous, the distributional pattern is more or less clear (fig. 1). The species has not been found south of the so-called Ortmann Line (Ortmann, 1896; it approximately corresponds to the 15 °C isotherm) in the Northern Hemisphere, close to the line in the North Atlantic and far from it in the Northeastern Pacific. G. V. Konovalova (Коновалова, 1991) summarized the data on the species distribution around the seas of the former USSR which include the Black, Baltic, Barents, White, Kara, Laptev, Chukchi and Bering seas, the seas of Okhotsk and Japan and the coastal waters of the eastern Kamchatka, and concluded that *A. ostenfeldii* is a boreal-Arctic species. Near Kamchatka it occurred in the range from 5.0 to 15.6 °C. We found it in the coastal waters of Scotland, the Norwegian, Chukchi and northern Bering seas. However, one may suppose that the species is overlooked due to its scarcity in plankton samples and certain difficulties in identification of the species of the genus *Alexandrium* Halim.

* *Amylax triacantha* (Jörg.) Sournia, 1984.

All records but one are from the Arctic, North Atlantic and North Pacific, north of

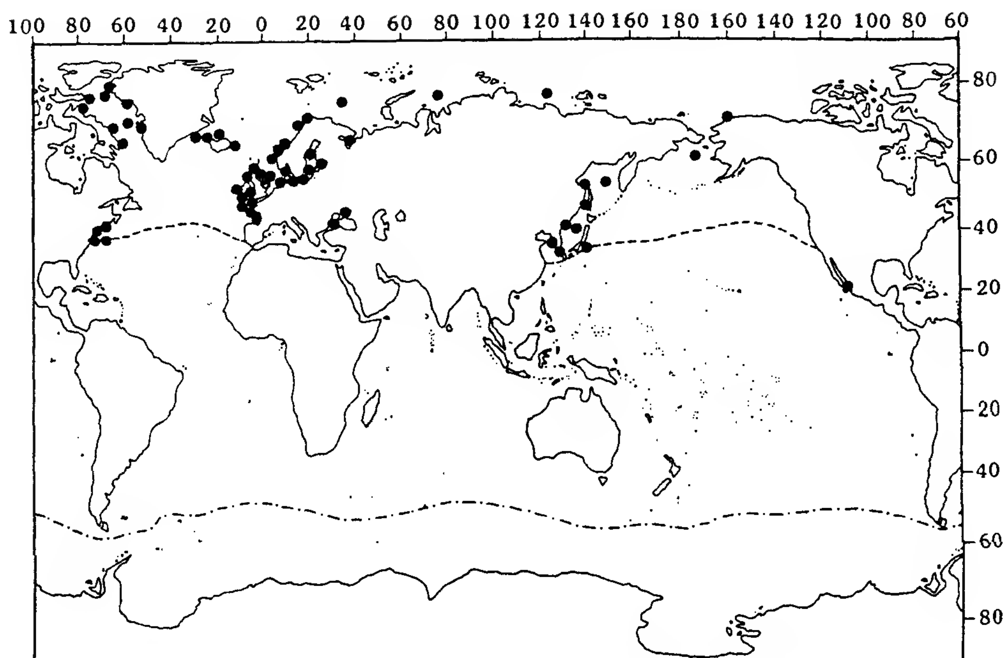


Fig. 2. Distribution of *Amylax triacantha*.

the Ortmann Line in the Northern Hemisphere (fig. 2). In some areas this species may be frequent. In the Korean coastal waters, in Masan Bay, it constituted 10 to 25 % of the number of cells (Yoo, Lee, 1985). The most striking fact is that it was a dominant species in the Bahía de Mazatlán, near the Pacific coast of Mexico, at 23 °N (Cortés-Altamirano, Núñez-Pasten, 1992). According to J. D. Dodge (1985), *A. triacantha* can be easily missed or confused with *A. buxus* (Balech) Dodge and *Protoperidinium quinquecorne* (Abé) Balech.

* *Ceratium arcticum* (Ehr.) Cl. 1901.

The distribution maps were previously given by other authors (Сёмина, Рыжов, 1985; Hasle, 1986). The map presented by the author of the present paper is slightly different (fig. 3). All records but one are from the Northern Hemisphere, north of 13 °N. A few records are from the subtropical and tropical Atlantic, one from the subtropical Pacific and one from the South Atlantic, off Argentina. The latter is hardly explicable, if not a misidentification. Moreover, *C. arcticum* can be readily confused with *C. longipes* (Bail.) Gran, which has been recorded in the Southern Hemisphere from the coastal waters of Argentina, Peru and Tasmania, the Drake Passage and the Arabian Sea. As regards the Arctic Basin, only forms with strongly convergent antapical horns characteristic of *C. arcticum*, rather than *C. longipes* were found (Okolodkov, unpubl.). Thus, *C. arcticum* is more limited in distribution compared with *C. longipes* (for comparison, all records given in literature as *C. longipes* are presented in fig. 4). J. D. Dodge and H. G. Marshall (1994) who examined the distribution of 70 *Ceratium* species in the North Atlantic, admit only two Arctic or Arctic-temperate (=Arctic-boreal) species among them, *C. arcticum* and *C. longipes*, which extend to approximately the 15 °C isotherm.

There are two points of view on the systematic status of *C. arcticum*. According to the one, *C. arcticum* is a separate species close to *C. longipes* and linked with the latter by transitional forms. If so, *C. longipes* cannot be ascribed to Arctic or Arctic-temperate species as proposed by Dodge and Marshall (1994). In the other view, *C. arcticum* is represented by two main varieties, var. *arcticum* and var. *longipes* (Bail.) Graham et Bronikowsky, and *C. longipes* is not considered a separate species (Graham, Bronikowsky,

Fig. 3. Distribution of *Ceratium arcticum* var. *arcticum*.

Fig. 4. Distribution of *Ceratium arcticum* var. *longipes* (=*Ceratium longipes*).

Fig. 5. Distribution of *Dinophysis norvegica*.

Fig. 6. Distribution of *Peridiniella catenata*.

1944; Семина, Рыжов, 1985). The problem does not seem to be solved until other criteria rather than morphology of theca of this (these) common species are taken into account.

* *Dinophysis norvegica* Clap. et Lachm. 1859.

D. norvegica is readily distinguishable among other species of the genus *Dinophysis* Ehr. Despite the morphological variation in this species is wide, its systematic status and geographical distribution is clear. Being a common species, until now it has been recorded in the Northern Hemisphere, within the zone north of the Ortmann Line, mainly from the North Atlantic and adjacent Arctic seas (fig. 5). The occurrence of *D. norvegica* in the northern Sea of Japan is not surprising, if it is remembered that this area is seasonally covered with ice.

* *Peridiniella catenata* (Lev.) Balech, 1977.

All but one record are known from the Northern Hemisphere (fig. 6). Once it was found in the Southern Hemisphere, in the Bay of Guanabara, Brazil, by J. Sevrin-Reyssac (1981), who considers *P. catenata* inter-tropical species. In essence, E. Balech (1977) is right referring it to the Arctic species. In the Pacific it was found as far to the south as the South Korean waters. It is a rather common species, especially in the waters with decreased salinity such as the Baltic Sea or the coastal regions of the Arctic seas. In the Arctic, namely in the Kara Sea, it occurs in great numbers both in the water column and in the lower layer of sea ice. *P. catenata* is brackish-water—marine planktonic-sympagic (i.'e. associated with ice) species. It is the only dinoflagellate hitherto known which is able to develop in abundance in the sea ice: in the Kara Sea, in the lower layer of ice *P. catenata* constitutes up to 47 % of the total number of cells, reaching $3.7 \cdot 10^5$ cells per litre of melted water (Okolodkov, unpubl.) It is characterized by more limited distribution in the North Atlantic, omitting the Baltic Sea and the waters along the Norwegian coast, compared with other Arctic-boreal species. Possibly, this is because of close association of *P. catenata* with ice. Balech (1977) distinguishes the two varieties: var. *catenata*, forming chains and with short cells, and ver. *alta* Balech which is represented by solitary longer cells.

Bipolar dinoflagellates

Dinophysis arctica Mereschkowsky, 1878.

D. arctica was found in the Northern Hemisphere, mainly north of the Ortmann Line, with one record in the southerly area, near California, except for one record near Kerguelen Islands (fig. 7). There is a problem of reliable identification of *D. arctica*. Judging from the original drawing by C. von Mereschkowsky (Мережковский, 1878; Mereschkowsky, 1879), it has a very characteristic shape in a lateral view, however, nothing is known about the sulcal plates so important in the taxonomy of *Dinophysis* species. If the record from the Kerguelen area was not a misidentification, this species could be Arctic-boreal, so its distribution is still unclear. *D. arctica* needs to be reinvestigated based on the material from the type locality, the White Sea. We suppose that some authors confuse it with another odd species, *D. islandicum* Pauls., the name of which is invalid, after A. Sournia (1973).

Protoperidinium islandicum (Pauls.) Balech, 1973.

Similar to *Dinophysis arctica*, *Protoperidinium islandicum* could be considered Arctic-boreal species, if not two records from the Antarctic, one of which is given without exact locality (Hasle, 1969). In the Northern Hemisphere it is known from the zone north of the Ortmann Line (fig. 8), with the southernmost record from the South Korean coastal waters (Lee, Cho, 1985). Although *P. islandicum* was recorded in many places in the Arctic and the North Atlantic, the records are not documented with illustrations and therefore doubtful. Having a number of peculiar morphological features, this species can be easily confused with other species of the genus *Protoperidinium* Bergh by non-speci-

Fig. 7. Distribution of *Dinophysis arctica*.

Fig. 8. Distribution of *Protoperidinium islandicum*.

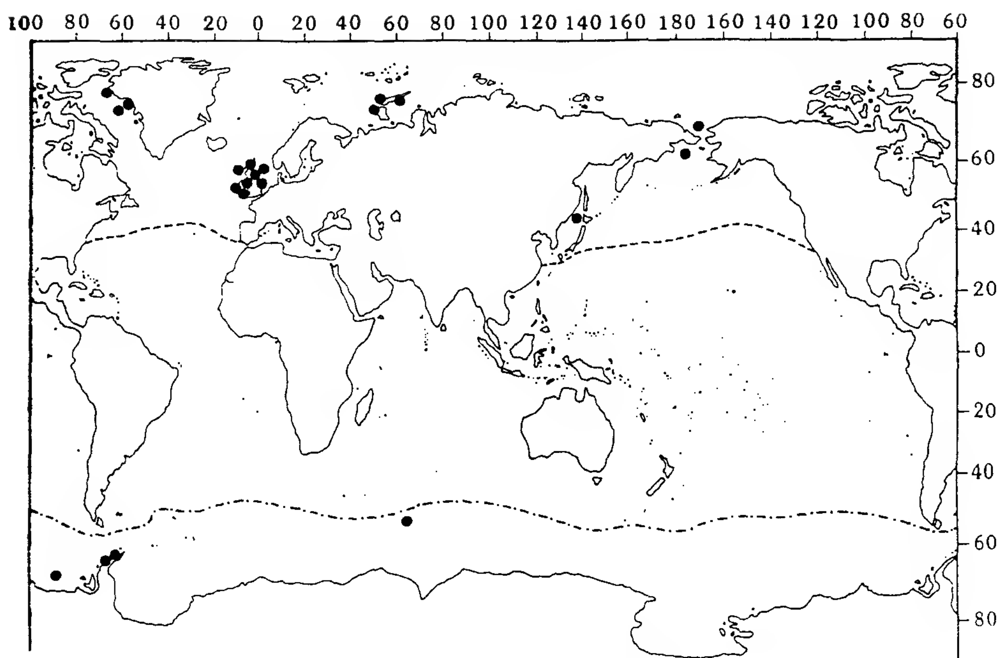


Fig. 9. Distribution of *Protoperidinium saltans.*

alists. Until now we have found *P. islandicum* in our collections from the Russian Arctic seas only once.

Protoperidinium saltans (Meunier.) Balech, 1973.

Despite *P. saltans* is considered to be similar to *P. depressum* (Bail.) Balech and *P. oceanicum* (Vanh.) Balech (Киселев, 1950), the shape of the former is remarkable to be readily distinguished from the rest. It is a rare species found in isolated areas both in the Northern Hemisphere (Meunier, 1910; Забелина, 1930; Grøntved, Seidenfaden, 1938; Dodge, 1985) and in the Antarctic (Balech, 1973, 1976; Sournia et al., 1979), and whose records are satisfactorily documented (fig. 9).

* *Protoperidinium thulesense* (Balech) Balech, 1973.

P. thulesense is a rather rare species. Its records are well documented by Balech (1973, 1976, 1988) in the South Atlantic and the Antarctic (fig. 10). It was also found in the South Pacific, near Ecuador, Peru and Chile (Muñoz, 1985; Balech, 1988). In the Northern Hemisphere it was recorded from the Denmark Strait (Braarud, 1935), around the British Isles (Dodge, 1985) and from the southern Baltic Sea (Wołoszyńska, 1928; see discussion in Dodge, 1985). Thus, *P. thulesense* can be considered bipolar in distribution. However, it is very close to *P. deficiens* (Meunier) Balech. Dodge (1985) believes that the main differences are in the type of the second intercalary plate 2a (hexa-type in the former and quadra-type in the latter), and in the proportion of the epitheca and hypotheca lengths. However, the border between the plates 2a and the fourth precingular plate 4″ is vague and may be interpreted variously. The proportion of the epitheca and hypotheca is not considered an essential feature in the taxonomy of *Protoperidinium* species and may show infraspecific variation. We are not aure whether the two mentioned species are different or they demonstrate infraspecific variation of the same species to be called *P. deficiens*, according to the priority of the names. Data on the distribution seems to bear witness in favour of two separate species, since the range of *P. deficiens* (fig. 10) is different from that of *P. thulesense*.

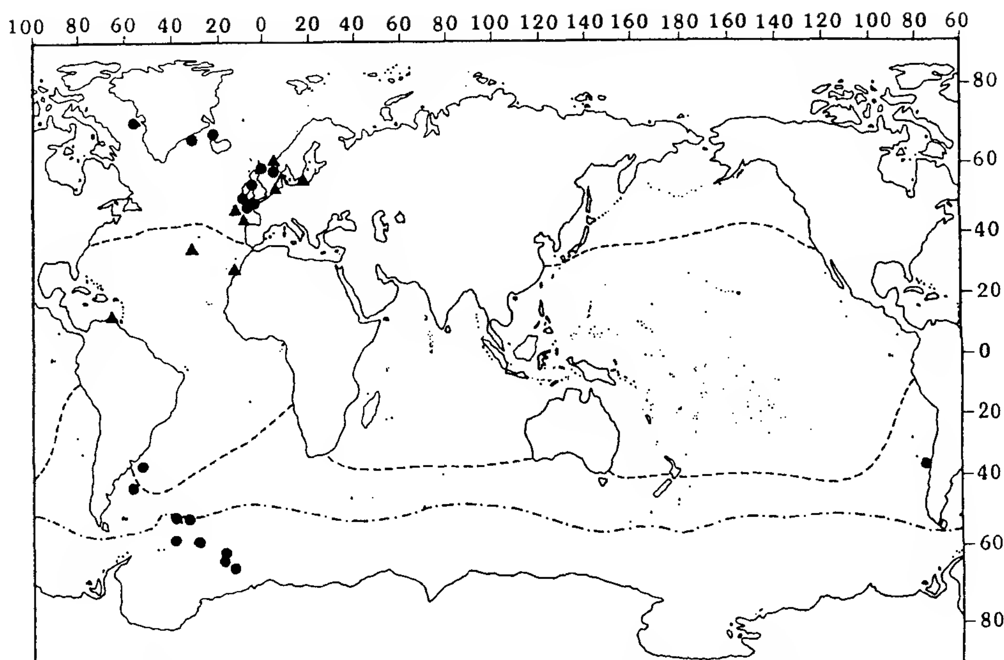


Fig. 10. Distribution of *Protoperidinium thulesense* (filled circles) and *P. deficiens* (filled triangles).

Discussion

It is obvious that success in solving biogeographical problems depends on the advances in taxonomy. In spite of the abundance of data on the distribution of planktonic algae published during the last decades, the morphological approach in taxonomy is not enough to advance our knowledge in marine biogeography. Compared with the zooplankton and to more extent with benthos, the contribution of the phytoplankton to answer the biogeographical riddles is still negligible.

The data on the 8 species under study, except *Protoperidinium saltans* suggest that Arctic-boreal and bipolar planktonic dinoflagellates are circumpolar in distribution, which, in its turn, is indicative of the unity of the Arctic-boreal biogeographical zone. This confirms the results of the biogeorgaphic analysis by Dodge and Marshall (1994) carried out on the basis of *Ceratium* species recorded from the North Atlantic. According to these authors, the zone called the Arctic and subarctic area comprises the Arctic and subarctic or boreal regions, with the southern boundary closely following the 10 °C mean annual temperature line. In addition, the very ranges that cover the Arctic and the temperate waters in the Northern Hemisphere determine its unity. The 15 °C isotherm seems to be critical in the distribution of Arctic-boreal and bipolar phytoplanktonic species.

An attempt to subdivide the Arctic-boreal zone into subzones was made by V. V. Zernova and H. J. Semina (Зернова, Семина, 1980): apart from the range of an Arctic-boreal diatom, the ranges of the so-called ice-neritic diatom, an Atlantic boreal diatom and a tropical one are outlined. H. J. Semina and O. M. Sergeeva (Семина, Сергеева, 1983) distinguish the ice-neritic subzone but do not map it. Based on the available data on dinoflagellates, it is hardly possible to subdivide the Arctic-boreal zone.

Many dinoflagellate species and infraspecific taxa described by A. Meunier (1910) and A. Wulff (1919) from the Barents and Kara seas have not been found elsewhere. Seven new species described by A. H. Henckel (Генкель, 1925) from the Kara Sea

attributed to the genera *Peridinium* Ehr. and *Goniodoma* Stein should be considered inadequately described. Based on our present knowledge on the well-known dinoflagellates, it should be stated that there are no endemics of the Arctic. This is in accordance with the data obtained by other authors (Семина, 1967; Беклемишев, Семина, 1986), who found neither Arctic, nor subtropical type of range. The same authors used the ranges of 10 Arctic-boreal and 2 bipolar diatom species to determine the southern boundary of the Arctic-boreal biogeographical zone. At present, to determine it using Arctic-boreal and bipolar dinoflagellate species ranges is not possible due to the lack of data, particularly, from the North Pacific. However, it should be pointed out that most their records are from the areas north of the Ortmann Line in the Northern Hemisphere, which, in its turn, closely follows the southern boundary of the distribution of Arctic-boreal species defined by Beklemishev and Semina (Беклемишев, Семина, 1986) and cold-water planktonic diatoms mapped by G. R. Hasle (1976). It is also noted that the latter is close to the distribution of the subarctic water mass southward and coincides with the northern boundary of the northern subtropical eddies (Беклемишев, Семина, 1986). Being cautious in determining the southern boundary of the Arctic-boreal zone, the author of this paper believes that the data presented here will contribute to the problem of pelagic biogeography.

The composition and biogeography of phytoplankton species were studied in the areas influenced by the Atlantic and Pacific waters, in the White Sea (Семина, Сергеева, 1983), the Barents Sea (Рыжов, 1988) and the Chukchi Sea (Околодков, 1986). The most striking difference compared with dinoflagellates is that the percentage of Arctic-boreal diatom species is rather high, about 36 % for the White Sea, 33.3 % for the Barents Sea and 27.7 % for the Chukchi Sea. This difference can be explained by better adaptability of diatoms to lower temperature. It is also known that namely Arctic-boreal diatoms predominate numerically in «biological spring», in the Chukchi Sea (Околодков, 1987). In addition, it is known that a great majority of dinoflagellates live in low latitudes: only one tenth of the total number of extant dinoflagellate species occur in the Arctic, which may be explained by comparatively higher temperature preference. Semina (Семина, 1974) believes that the higher species diversity in tropics compared with that in high latitudes is resulted from the higher diversity of environmental conditions. One of the possible explanations was proposed by L. P. Lebedeva (1972) who considers the higher phytoplankton diversity to be a function of possible combinations of the two main factors, irradiance and temperature.

Biogeographical characteristics of planktonic dinoflagellate species vary in different authors' papers. C. H. Ostenfeld (1931) assigned biogeographical characteristics to some species known from the Arctic very close to those given in the present paper. In particular, he designated *Ceratium arcticum*, *Peridiniella catenata* and *Amylax triacantha* as boreal-arctic species, and *Alexandrium ostenfeldii* as arctic species. In addition, he noted that boreal-arctic species are characteristic of both the Arctic and the Baltic.

The opinion of S. Z. El-Sayed (1985), who mentions *Protoperidinium antarcticum* (Schimper) Balech along with *P. saltans* and *P. thulesense* as bipolar species, can hardly be agreed with. *P. antarcticum* has not been recorded in the Northern Hemisphere. The data presented in the present paper (fig. 9) allow us to disagree with V. M. Ryzhov (Рыжов, 1988), who considers *P. saltans* a tropical-boreal species. The ranges of most Arctic-boreal dinoflagellates appear to be disjunctive within the Northern Hemisphere because of the lack of data mainly from the Pacific and the Siberian seas.

Ryzhov (Рыжов, 1988) mentions 11 dinoflagellates ascribed by him to Arctic-boreal species which are as follows: *Ceratium arcticum*, *Dinophysis acuminata*. Clap. et Lachm., *D. norvegica*, *D. arctica*, *Glenodinium inflatum* Meunier, *Gonyaulax apiculata* (Pénard) Entz, *Alexandrium ostenfeldii* (as *Goniodoma ostenfeldii* Pauls.), *Gymnodinium arcticum* Wulff, *Protoperidinium curvipes* (Ostf.) Balech, *P. islandicum* and *P. thorianum* (Pauls.) Balech (the last three as *Peridinium*). However, *D. acuminata*, *P. curvipes* and *P. thorianum* are subcosmopolitan in sense of Yu. B. Okolodkov (Околодков, 1995): they occur in tropical seas and their ranges almost reach the Antarctic Convergence. *Gonyaulax*

apiculata shows tropical-boreal distribution. *Gymnodinium arcticum* could be considered Arctic-boreal, provided its records are reliable. *Glenodinium inflatum* is an inadequately described species recorded from the Barents and Black seas, and the Sea of Japan. In addition, Ryzhov (Рыжов, 1988) attributes *Dinophysis acuta* Ehr., *Protoperidinium pentagonum* (Gran) Balech and *P. roseum* (Pauls.) Balech to bipolar species. However, *P. pentagonum* demonstrates tropical-boreal distribution, and the rest two are subcosmopolitan, *Dinophysis acuta* having not been recorded from the Antarctic. The data given above clearly show to what extent they can be contradictory.

The fact of the very existence of bipolar dinoflagellates is still in doubt. One should take into account that the problem of the sibling species in dinoflagellates has been poorly studied. Balech (1970) states that true bipolarity had not been found among dinoflagellates. Possibly, the cells of the species concerned are missing when analysing the samples from the deeper layers where the phytoplankton is scarce.

Acknowledgements. Writing this paper was stimulated by the 2nd International Conference on Pelagic Biogeography held in July 1995, in the Netherlands, and the manuscript was originally submitted to the Conference. It was to be published in UNESCO Technical Papers in Marine Science, Paris, in 1996, as a contribution to the Proceedings of the Conference. However, the author did not get financial support to visit the Conference, and Dr. S. van der Spoel, Institute for Systematics and Population Biology, Amsterdam, gave his permission to publish the present contribution elsewhere. My sincere thanks are to Prof. J. D. Dodge, Royal Holloway, University of London, for hospitality at his Department of Biology and providing extensive literature and some data on dinoflagellate distribution in the North Atlantic, Mrs. Yu. R. Arsenjeva of the Department of Foreign Languages, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, kindly corrected English. The present study was supported by the Royal Society, as a Postdoctoral Fellowship, in 1993—1994, and by the Russian Foundation for Basic Science (project N 95-04-11762a).

LITERATURE CITED

Беклемишев К. В., Семина Г. И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов / Отв. ред. П. А. Моисеев. М., 1986. С. 7—23.

Генкель А. Г. Материалы по фитопланктону Карского моря (по данным Карской экспедиции 1924 г., организованной Комитетом Северного морского пути. Серия работ биопартии № 5) // Изв. Биол. науч.-иссл. ин-та Пермск. гос. ун-та. 1925. Т. 3. Прилож. 2. С. 1—60, табл. 1—7.

Забелина М. М. Некоторые данные по фитопланктону Карского моря (по материалам Государственного гидрологического института и Института по изучению Севера) // Исследования морей СССР. Л., 1930. Вып. 13. С. 105—143.

Зернова В. В., Семина Г. И. Фитопланктон. Районирование по фитопланктону // Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. М., 1980. Рис. 66А.

Киселев И. А. Панцырные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 33. М.—Л., 1950. 280 с.

Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Мережковский К. С. Этюды над простейшими севера России // Тр. Петерб. о-ва естествоисп. 1878. Т. 8. № 2. С. 203—391, табл. 1—3.

Околодков Ю. Б. Планктонные водоросли Чукотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 262 с.

Околодков Ю. Б. Сезонные изменения фитопланктона Чукотского моря // Укр. бот. журн. 1987. Т. 44. № 4. С. 44—46.

Околодков Ю. Б. Биоразнообразие и биогеография динофлагеллят Северного Ледовитого океана // Тез. докл. Совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия», 12—14 апреля 1995 г., Санкт-Петербург. СПб., 1995. С. 58.

Рыжов В. М. Экология и география фитопланктона Баренцева моря: Дис. ... канд. биол. наук. Дальние Зеленцы, 1988. 105 с.
Семина Г. И. Фитопланктон // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон / Отв. ред. В. Г. Богоров. М., 1967. С. 27—85.
Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана. М., 1974. 239 с.
Семина Г. И., Беляева Т. В., Зернова В. В., Мовчан О. А., Санина Л. В., Суханова И. Н., Тархова И. А. Распределение индикаторных видов планктонных водорослей в Мировом океане // Океанология. 1977. Т. 17. № 5. С. 867—877.
Семина Г. И., Рыжов В. М. Ареалы некоторых видов фитопланктона Северного полушария // Исследования океанического фитопланктона / Под ред. Г. И. Семиной. М., 1985. С. 16—27.
Семина Г. И., Сергеева О. М. Планктонная флора и биогеографическая характеристика фитопланктона Белого моря // Экология и физиология животных и растений Белого моря / Под ред. М. С. Гилярова, Н. А. Перцова. М., 1983. С. 3—17. (Тр. Беломорской биол. станции МГУ. Т. 6).
Balech E. The distribution and endemism of some Antarctic microplankters // Antarctic ecology. Vol. 1 / Ed. by M. W. Holdgate. London—N. Y., 1970. P. 143—147.
Balech E. Segunda contribution al conocimento del microplankton del mar de Bellinsgausen // Contribution del Instituto Antártico Argentino N 107. Buenos Aires, 1973. P. 1—63.
Balech E. Clave ilustrada de dinoflagelados antárticos. Buenos Aires, 1976. 99 p. (Publ. Inst. Antárt. Argent. N 11).
Balech E. Cuatro especies de «*Gonyaulax*» sensu lato, y consideraciones sobre el genero (*Dinoflagellata*) // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. «B. Rivadavia» Inst. Nac. Invest. Cienc. Natur., Hidrobiol. 1977. T. 5. N 6. P. 115—136, pl. 1—3.
Balech E. Los dinoflagelados del Atlantico sudoccidental. Madrid, 1988. 310 p.
Braarud T. The «Ost» expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth (including some qualitative data from the Arctic in 1930). Oslo, 1935. 174 p.
Cortés-Altamirano R., Núñez-Pasten A. Doce años (1979—1990) de registros de mareas rojas en la Bahia de Mazatlán, Sinaloa, México // An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México, 1992. Vol. 19. N 1. P. 113—121.
Dodge J. D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London, 1985. 303 p.
Dodge J. D., Marshall H. G. Biogeographic analysis of the armored planktonic dinoflagellate *Ceratium* in the North Atlantic and adjacent waters // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 905—922.
El-Sayed S. Z. Plankton of the Antarctic seas // Antarctica / Ed. by W. N. Bonner, D. W. H. Walton. Oxford etc., 1985. P. 135—153.
Graham H. W., Bronikowsky N. The genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic oceans. Scientific result of cruise VII of the Carnegie during 1928—1929 under command of Captain J. P. Ault. Washington, D. C., 1944. vii+209 p.
Grøntved J., Seidenfaden G. The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Godthaab Expedition 1928 // Meddel. Grønl. Komm. Vidensk. Unders. Grønl. 1938. Bd 82. N 5. S. 1—335.
Hasle G. R. An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean: abundance, composition, and distribution during the Brategg Expedition, 1947—1948 // Hvalrådets Skrifter, Scientific Results of Marine Biological Research, Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. Oslo, 1969. P. 1—168.
Hasle G. R. The biogeography of some marine planktonic diatoms // Deep-Sea. Res. 1976. Vol. 23. P. 319—338.
Hasle G. R. Problems in open-ocean phytoplankton biogeography // Unesco Technical Papers in Marine Science 49. Pelagic biogeography. Proc. Int. Conf. The Netherlands 29 May—5 June 1985 / Ed. by A. C. Pierrot-Bults. S. van der Spoel, B. J. Zahuanec, R. K. Johnson. Paris, 1986. P. 118—125.
Lebedeva L. P. A model of latitudial distribution of the number of species of phytoplankton in the sea // J. Cons. Int. Expl. Mer. 1972. Vol. 34. N 3. (Cited after Семина, 1974).
Lee J. H., Cho C. H. Check-list of marine planktonic algae in the Korean coastal waters. II. Dinophyceae // Ocean Res. 1985. Vol. 7. N 2. P. 59—68.
Mereschkovsky C. von. Studien über Protozoen der nördlichen Russland // Arch. Microsk. Anat. Entwickl. Gesch. 1879. Bd 16. S. 153—248.
Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc d'Orleans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p., pl. 1—37.
Muñoz P. Revision taxonomica de los dinoflagelados de Chile // Rev. Biol. Mar. Valparaiso. 1985. Vol. 21. N 1. P. 31—60.
Ortmann A. Grundzüge den marinen Tiergeographie. Jena, 1896. 96 p.

Ostenfeld C. H. Concluding remarks on the plankton collected on the quarterly cruises in the years 1902 to 1908 // Bulletin trimestriel des résultats acquis pendant les croisières périodiques et dans les périodes intermédiaires. Partie 4. Copenhague, 1931. P. 601—672.

Semina H. J., Levashova S. S. The biogeography of tropical phytoplankton species in the Pacific Ocean // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1993. Bd 78. N 2. S. 243—262.

Sevrin-Reyssac J. Dinoflagellés marins planctoniques de la côte brésilienne entre le Cabo Frio (23 °S) et l'état du Rio Grande du Sud (32 °C) // Cryptogamie, Algologie. 1981. Vol. 2. N 3. P. 185—199.

Sournia A. Catalogue des espèces et taxons intraspécifiques de Dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. I. Dinoflagellés libres // Beih. Nova Hedwigia. 1973. H. 48. P. i-xii, 1—92.

Sournia A., Grall J.-R., Jacques G. Diatomées et dinoflagellés planctoniques d'une coupe méridienne dans le sud de l'océan Indien (campagne «Antiprod I» du Marion-Dufresne, mars 1977) // Bot. Mar. 1979. Vol. 22. N 3. P. 183—198.

Wołoszyńska J. Dinoflagellatae polskiego Bałtyku błot nad Piaśnicą (*Dinoflagellatae* der polnischen Ostsee sowie der an Piasnica gelegenen Sümpfe) // Arch. Hydrobiol. Ryb. 1928. Vol. 3. N 3-4. P. 153—278.

Wulff A. Ueber das Kleinplankton der Barentssee // Wiss. Meeresunters. 1919. Neue Folge. Bd 13. Abt. Helgoland. H. 1. S. 95—124.

Yoo K.-I., Lee J.-B. Environmental studies on Masan Bay. 3. Population dynamics of dinoflagellates // Bull. Envir. Sci. 1985. Vol. 6. P. 117—127.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 19 III 1996

РЕЗЮМЕ

Из 270 видов динофлагеллат, найденных в Арктике, выявлено 5 арктобореальных (*Alexandrium ostenfeldii*, *Amylax triacantha*, *Ceratium arcticum*, *Dinophysis norvegica* и *Peridiniella catenata*) и 4 биполярных видов (*Dinophysis arctica*, *Protoperidinium islandicum*, *P. saltans* и *P. thulesense*). Дан анализ их географического распространения, приведены карты ареалов. Все виды, за исключением *P. saltans*, циркумполярные, что наряду с долготной протяженностью ареалов свидетельствует о целостности Аркто-Бореальной биогеографической области. Арктические виды не обнаружены. Среди динофлагеллат для этой области известно 2 % эндемиков, что значительно меньше доли эндемичных динофлагеллат в Антарктике (80—85 %), а также доли арктобореальных видов среди диатомовых в Белом (около 36 %), Баренцевом (33.3 %) и Чукотском (27.7 %) морях. Самая южная находка арктобореальных динофлагеллат (*A. triacantha*) известна из района тихоокеанского побережья Мексики, у 23° с. ш.

УДК 069.51 : 582.918.2

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© Н. Н. Имханицкая

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ МИРСИНОВЫХ (*MYRSINACEAE*) В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE). 4. НЕОТРОПИЧЕСКИЕ ТАКСОНЫ РОДОВ *ARDISIA—CYBIANTHUS*

N. N. IMKHANITSKAYA. TYPE SPECIMENS OF THE *MYRSINACEAE* IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (ST. PETERSBURG, LE). 4. NEOTROPICAL TAXA OF THE GENERA *ARDISIA—CYBIANTHUS*

Приведен аннотированный список типовых образцов (36 гербарных листов), относящихся к 24 неотропическим таксонам *Ardisia*, *Conomorpha* (=*Cybianthus*) и *Cybianthus* (*Myrsinaceae*), хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (С.-Петербург). Кроме первоначального научного названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и текста гербарной этикетки в LE, приведены категория типа, число листов, сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях и принятое название вида. Типовой материал включает в себя 1 голотип, 7 изолектотипов (все выбраны

автором). 19 изотипов и 9 изосинтипов. Предложено новое название *Ardisia grisebachiana* Alain, заменяющее более поздний омоним *A. multiflora* Griseb. Сделана новая комбинация *Stylogyne latipes* (Mart.) Imch.

Настоящая статья является продолжением серии публикаций (Имханицкая, 1996 а—г) о наиболее ценных ботанических материалах по сем. *Myrsinaceae*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (С.-Петербург, LE). В ней, а также в следующей статье будут опубликованы типовые материалы неотропических таксонов этого семейства, которые были выделены нами из фондов LE, включая так называемый Академический гербарий. Типовые материалы представлены 96 гербарными листами (из почти 630 листов гербария мирсиновых из тропических областей Западного полушария в БИН), относящимися к 69 видам, 1 разновидности и 2 формам из 14 родов семейства мирсиновых и включающими в себя главным образом изолектотипы (15, из них 13 выбраны нами), изотипы (49) или изосинтипы (37). Многие типовые экземпляры были определены в 1901 г. монографом сем. *Myrsinaceae*, немецким ботаником C. Mez. Однако изученные им материалы С.-Петербурга, за исключением нескольких видов (в том числе *Ardisia karwinskyana* Mez, см. далее), не были включены в его монографию *Myrsinaceae* в «Pflanzenreich» (Mez, 1902). Некоторые типовые образцы американских растений в LE определены также O. Loesener, S. Reissek и J. J. Pipoly (1985 г.).

Почти две трети американских таксонов мирсиновых, типовые образцы которых хранятся в LE, были описаны C. Martius (1837—1841; 6 таксонов), F. Miquel (1856; 7) и C. Mez (1901, 1902; 32 таксона) по сборам многих известных ботаников, коллекторов и путешественников прошлого столетия из Мексики (В. Ф. Карвинский, H. G. Galeotti, J. J. Linden), Венесуэлы (H. C. Funck и L. J. Schlim, H. Karsten, Linden, J. W. K. Moritz), Суринама (F. W. R. Hostmann), Колумбии (Karsten, F. C. Lehmann), Эквадора (H. F. A. Eggers, W. Jameson, R. Spruce), Перу (E. F. Poeppig, Spruce), Бразилии (Л. Ридель, J. S. Blanchet, A. F. M. Glaziou, Martius, A. P. Maximilian (Prinz zu Wied-Neuwied), Poeppig, A. F. Regnell, Spruce, E. Warming) и Боливии (M. Bang, G. Mandon, H. H. Rusby), а также с о-ва Ямайка (W. T. March). Помимо указанных в LE хранятся также типовые материалы неотропических мирсиновых, собранные в XIX в. C. Wright (Куба), P. Sintenis (Пуэрто-Рико), P. A. Poiteau (Гаити), E. Bourgeau, Ch. J. W. Schiede и F. Deppe (Мексика), K. T. Hartweg и H. H. Smith (Колумбия), а также в первой половине XX в. B. A. Krukoff (Бразилия) и A. C. Smith (Гайана).

При выделении типовых материалов неотропических видов в LE мы столкнулись с необходимостью лектотипификации названий целого ряда американских видов *Ardisia* Sw., *Cybianthus* Mart., *Myrsine* L. и *Stylogyne* A. DC., описанных D. Schlechtendal и A. Chamisso (1831), Schlechtendal (1834), Alph. de Candolle (1834), C. Martius (1837—1841), W. Hooker (1852) и C. Mez (1902).

Коллекция бразильских растений («Herbarium florae brasiliensis»), собранных немецким ботаником Martius во время его путешествия с зоологом Spix по Бразилии в 1817—1820 гг., включающая в себя типы большей части описанных им бразильских видов, хранится в Мюнхене (M, Botanische Staatssamlung); изотипы, согласно работе H. Förther (1994 : 20), могут быть найдены в Брюсселе (BR), Кью (K), С.-Петербурге (LE) и Вене (W). Förther указал на необходимость лектотипификации бразильских видов Martius, поскольку типовые коллекции в M зачастую представлены несколькими гербарными листами одного и того же сбора.

Далее приведен аннотированный список хранящихся в LE типовых образцов американских таксонов, относящихся к родам *Ardisia*, *Conomorpha* A. DC. (=*Cybianthus*) и *Cybianthus*. Этот список, вероятно, будет нами дополнен позднее после изучения гербарных материалов по роду *Cybianthus* (66 листов), отправленных в 1987 г. в Вашингтон (US). Таксоны в списке расположены в алфавитном порядке. Кроме первоначального научного названия таксона (базионима) с номенклатурной цитатой и категории типа, даны подлинный текст гербарной этикетки в LE, число гербарных листов (в скобках), имеющиеся сведения о местонахождении типовой

коллекции в других гербариях (в круглых скобках) и принятое название вида (в квадратных скобках) со ссылкой на монографию или определение на гербарном листе. При лектотипификации названия таксона, произведенной нами, приводится цитата из протолога. Информация о местонахождении типовой коллекции в G (G-DC) (De Candolle's Prodromus herbarium) и NY (New York Botanical Garden vascular plant type herbarium), указанная для ряда видов, основана на изучении микрофиш (IDC 2562; Holmgren et al., 1985), хранящихся в LE. Сокращения фамилий авторов при названиях растений даны по сводке «Authors of plant names...» (1992), сокращения гербариев — по работе P. Holmgren с соавт. (1981).

1. *Ardisia adenanthera* Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 285, s. str., quoad typo, excl. specim. Linden N 282 (f. innomin.).

Isotypus: Peru, «Andes peruv., sine loco, [18]29, N 1667, Poeppig (sub nom. *A. acuminata* W[illd]?)». (Isotypi F, GH, P (Lundell, 1966 : 177)). — [=*Parathesis adenanthera* (Miq.) Hook. f. ex Mez, 1902 : 179; C. L. Lundell, 1966 : 177].

.2. *A. bumelioides* Griseb. 1862, Pl. Wright. 2 : 516; id. 1863, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. ser. 2, 8 (Pl. Wright. 2): 516. — *Conomorpha bumelioides* (Griseb.) Griseb. 1866, Cat. pl. Cub.: 163. — *Cybianthus bumelioides* (Griseb.) M. Gómez et Molinet, 1889, in M. Gómez, Dicc. Bot. Nom. Vulg. Cub. y Puerto-Riqueños: 45.

Isotypus: «in Cuba Orientali, sine loco, 1860, N 351, C. Wright». (Holotypus GOET; isotypus NY, microfiche N 775/D9!). — [=*Wallenia bumelioides* (Griseb.) Mez, 1901 in sched.; id. 1901 : 415; 1902 : 247].

3. *A. escallonioides* Schltdl. et Cham. 1831, Linnaea, 6, 3 : 393; A. DC. 1844, in DC. Prodr. 8 : 124; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 81, Fig. 11 (*A*—*E*).

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): Mexico, «in sylvis Papantlae, Dec. [18]28, frutex ignotus flore albo, sine num. et coll. Herb. Fischer (sub nom. *Ardisia*; *A. pickeringia* T[orr]. et [A.] Gr[ay], sec. C. Mez, 1901 in sched.)» (LE!); «Mexico, sine loco, N 1226, Schiede [y Dèppe]. Hb. Cham[isso]» (LE!); «Mexico, sine loco, N 1226, Schiede y Dèppe (sub nom. *Ardisia escallonioides* n. sp.; *A. pickeringia* T[orr]. et [A.] Gr[ay], sec. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) HAL).

Протолог: «1226. *Ardisia escallonioides* n. sp. ... Flore albo in sylvis Papantlae. Dec. florifera et fructifera».

4. *A. hostmannii* Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 288 («*hostmanni*»).

Isotypus: «Surinam, sine loco, 1843, N 166, Hostmann. Herb. Acad. Petrop. (sub nom. *Stylogyne surinamensis* (Miq.) Mez (*Ardisia hostmanni* Miq.))». — [=*Stylogyne surinamensis* (Miq.) Mez, 1902 : 271].

5. *A. huallagae* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 95.

Isotypus: Peru, «secus fl. Huallagae Cataractas, 1855, N 4168, Spruce (sub nom. *Icacorea*; *Ardisia huallagae* n. sp., sec. Mez, 1902 in sched.)». (Isotypus NY, microfiche N 775/E3!).

6. *A. karwinskyana* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 85.

Holotypus: Mexico, «Ixeatlan, frutex arborescens, flores violacei, flor. Julii, sine num., Karwinsky (Iter Mexicanum, 1841, 1842) (sine nom.; *A. karwinskyana* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)».

7. *A. latipes* Mart, 1841, Flora, 24, 2, Beibl. 4 : 62; Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 287, tab. 34. — *Stylogyne martiana* A. DC. 1841, Ann. Sci. Nat (Paris), sér. 2, Bot. 16 : 91, nom. illeg.; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 112; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 269. — *S. latipes* (Mart.) Mez in sched. Herb. Hort. Petrop., comb. invalid.

Isotypi: «Martii Herbar. Florae Brasil. N 570 (sub nom. *A. latipes* Mart. n. sp. et *A. latipes* Mart.; *Stylogyne latipes* (Mart.) nob., sec. Mez, 1901 in sched.)» (2). (Holotypus (lectotypus?) M; isotypi G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 112. [N 1]. card N 1442 (*S. martiana*)!; NY, microfiche N 781/D1!). — **[=Stylogyne latipes (Mart.)**

Imch. comb. nov. (=*Ardisia latipes* Mart. 1841, Flora, 24, 2, Beibl. 4 : 62)]. Также isotypi *Stylogyne martiana* A. DC.

Stylogyne martiana A. DC., nom. illeg. (=*Ardisia latipes* Mart.) — тип рода *Stylogyne*, описанного Alph. de Candolle (1841 : 91; 1844 : 112) из Бразилии (Ilheos, prov. Bahia). Это название для типового вида принял также Mez (1902) в своей монографии *Myrsinaceae* в «Pflanzenreich», хотя изученный им в LE в 1901 г. типовой образец *A. latipes* был правильно определен им как *Stylogyne latipes*. Намеченная Mez комбинация обнародуется нами в данной статье.

8. *A. lindenii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 86.

Isotypus: «Mexique, état de Tabasco, fl. blanche et rouge, mai 1840, N 360, J. Linden (sub nom. *Ardisia*; *A. lindeni* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus et isotypi G).

9. *A. maculata* Poit. ex A. DC. 1834, Trans. Linn. Soc. (London), 17 : 116; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 122.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Hispaniola, sine loco, 2 Nov. 1815, sine num., d[edit] Poiteau (sub nom. *Anguillaria maculata* Poit., nom. nud.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 122. N 7. card N 1444!). — [=*A. obovata* Ham. (non Blume, 1826), sec. Mez, 1901 in sched.; id. 1901 : 397; 1902 : 80].

Протолог: «*A. maculata* (Poiteau! in h. De C.)... In Hispaniolâ (Poiteau)».

10. *A. melanosticta* Schltdl. 1834, Linnaea, 8, 5 : 526, non Lauterb. et K. Schum. 1900.

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): Mexico, «in sylvis inter San Salvador et Jalapam, Jun. [18]29, cor[olla] albida, sine num. et coll. Herb. Fischer (sub nom. *Ardisia*)» (LE!); «Mexico, sine loco, N 178, Schiede. Herb. Ledebour» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) HAL; isolectotypi, BM, G, NY, P (Lundell, 1966 : 183, «isotypi»); NY, microfiche N 780/D6]!). — [=*Parathesis melanosticta* (Schltdl.) Hemsl., sec. Mez, 1901 in sched.; id. 1902 : 180; Lundell, 1966 : 183].

Протолог: «178. *A. melanosticta* n. sp. ... *Ardisia* cor. albida. In sylvis inter San Salvador et Jalapam. Jun. 29».

11. *A. multiflora* Griseb. 1862, Pl. Wright. 2 : 516; id. 1863, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. ser. 2, 8 (Pl. Wright. 2): 516, non Willd. ex Roem. et Schult. 1819, nom. illeg.; id. 1866, Cat. pl. Cub.: 163 («*Ardisia* (*Euardisia*)»); Mez, 1901, in Urb. Symb. Antill. 2, 3 : 395; id. 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 87. — *Tinus grisebachiana* Kuntze, 1891, Rev. gen. pl. 2 : 973, non *T. multiflora* (A. DC.) Kuntze, 1891.

Isotypus: «in Cuba Orientali, sine loco, 1860, N 1334, C. Wright (sub nom. *A. multiflora* Griseb. n. sp.; confirm. Mez, 1901 in sched.)». (Holotypus GOET; isotypus B (утрачен?)). — **[=A. grisebachiana Alain, 1955, Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. 22 : 113 (cum auct. basion. Kuntze), nom. nov.** (=*A. multiflora* Griseb. 1862, Pl. Wright. 2 : 516; id. 1863, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. ser. 2, 8 (Pl. Wright. 2): 516, non Willd. ex Roem. et Schult. 1819, nom. illeg.)]. Также isotypi *A. grisebachiana* Alain и *Tinus grisebachiana* Kuntze.

Комбинация *A. grisebachiana* (Kuntze) Alain (=*Tinus grisebachiana* Kuntze) основана на том же типе, что и *A. multiflora* Griseb. (Cuba, «prope Monte Verde», C. Wright N 1334). O. Kuntze при переводе *A. multiflora* в род *Tinus* Kuntze дал этому виду новое название — *T. grisebachiana*, так как видовой эпитет *multiflora* им был использован для растения с о-ва Маврикий (*T. multiflora* (A. DC.) Kuntze (=*Badula multiflora* A. DC.)). Название же *A. multiflora* представляет собой более поздний омоним и должно быть заменено на единственно правильное название для кубинского вида — *A. grisebachiana* Alain, которое рассматривается нами как прямая замена (nom. nov.) вместо действительно обнародованного, но незаконного названия, когда тип нового названия тот же самый, что и тип заменяемого названия.

12. *A. pendula* Urb. 1899, Symb. Antill. 1, 2 : 383, non Mez, 1902.

Isosyntypus: «Portorico, Sierra de Lares inter Piletas et Guajataca, 3 II 1887, N 6138, P. Sintenis (*A. pendula* Urb., sec. I. Urban in sched.)». (Syntypus B (утрачен?)). — [=*Wallenia pendula* (Urb.) Mez, 1901 : 413; id. 1902 : 247].

13. *A. purpurascens* Urb. 1899, Symb. Antill. 1, 2 : 384 («var. α. *genuina* Urb.»).

Isosyntypus: «Portorico, prope Barranquitas in sylva primaeva montis Torrecilla, 30 X 1885, N 2002, P. Sintenis (*A. purpurascens* Urb. var. *genuina* Urb., sec. Urban in sched.)». (Syntypus B (утрачен?)).

Isosyntypus: «Portorico, prope Utuado in sylva primaeva ad Sta. Isabel, 8 II 1887, N 6288, P. Sintenis (*A. purpurascens* Urb. var. *corymbifera* Urb., sec. Urban in sched.)». (Syntypus B (утрачен?)). — [=*Wallenia purpurascens* (Urb.) Mez (1901 : 412; id. 1902 : 246) var. *purpurascens*].

14. *A. purpurascens* Urb. var. β. *corymbifera* Urb. 1899, Symb. Antill. 1, 2 : 384.

Isotypus: «Portorico, prope Yabucoa in sylva primaeva ad Guayabota, 26 IX 1886, N 5140, P. Sinteni (*A. purpurascens* Urb. var. *corymbifera* Urb., sec. Urban in sched.)». (Holotypus B (утрачен?)). — [=*Wallenia purpurascens* (Urb.) Mez var. β. *corymbifera* (Urb.) Mez, 1901 : 412; id. 1902 : 246 (cum auct. var. Urb.)].

15. *A. semicrenata* Mart. 1841, Flora, 24, 2, Beibl. 4 : 62; Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 283, tab. 28; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 93, Fig. 13. — *Icacorea semicrenata* (Mart.) A. DC. 1841, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, Bot. 16 : 94; id. 1844, in DC. Prodr. 8 : 119.

Isotypi: «Martii Herbar. Florae Brasil. N 571. Herb. Fischer (sub nom. *Ardisia*, *A. semicrenata* Mart. et *A. semicrenata* Mart. n. sp.; confirm. Mez, 1901 in sched.)» (5). (Holotypus (lectotypus?) M; isotypi G-DC, IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 8. p. 119. N 1. card N 1443 (*Icacorea semicrenata*)!; NY, microfiche N 775/E8 (*I. semicrenata*)!).

16. *A. sintenisii* Urb. 1899, Symb. Antill. 1, 2 : 381. — *Grammadenia sintenisii* (Urb.) Mez, 1901, in Urb. Symb. Antill. 2, 3 : 425; id. 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 229. — *Cybianthopsis sintenisii* (Urb.) Lundell, 1968, Wrightia, 4, 2 : 68.

Isosyntypus: «Portorico, Sierra de Luquillo in regione superiore montis Jimenes, 9 VII 1885, N 1365, P. Sintenis (*A. sintenisii* Urb., sec. Urban in sched.)». (Syntypus B (утрачен?); isosyntypi F (Lundell, 1968 : 68, «isotype»); NY, microfiche N 775/D12!). — [=*Cybianthus sintenisii* (Urb.) G. Agostini, sec. J. Pipoly, 1987 : 68].

1. Urban (1899 : 382) при обнародовании *A. sintenisii* привел 2 образца — N 1365 и 1366, собранных P. Sintenis в Sierra de Luquillo (Пуэрто-Рико), не указав при этом, какой из них является голотипом. C. Lundell (1968) отнес этот вид к роду *Cybianthus* (Mez) Lundell. Он принял за тип *A. sintenisii* Sintenis N 1365 (F, «isotype»). Однако почти 20 лет спустя Pipoly (1987 : 68) выбрал в качестве лектотипа образец Sintenis N 1366, хранящийся в LD (Botanical Museum, Lund, Sweden) («holotype, B — destroyed. lectotype here designated — LD; isolectotypes C, GOET»). *Cybianthus sintenisii* (Urb.) G. Agostini, эндемичный для Sierra de Luquillo вид, — единственный представитель *Cybianthus* subgen. *Cybianthopsis* (Mez) G. Agostini (1980).

17. *A. surinamensis* Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 288.

Isotypus: «Surinam, sine loco, 1843, N 617, Hostmann (sub nom. *Stylogyne surinamensis* (Miq.) Mez)». — [=*Stylogyne surinamensis* (Miq.) Mez, 1902 : 271].

18. *Conomorpha glabra* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 254.

Isosyntypi: Venezuela, «Caracas, Colonia Tovar, sine num., Karsten. Herb. Hort. Petrop. (sub nom. *Ardisia pulchra* [H. Karst.], nom. nud.; *Conomorpha glabra* n. sp., sec. Mez, 1901 in sched.)»; Venezuela, «Caracas, Colonia Tovar, sine num., Karsten. Dupl. ex Herb. Mus. Hist. Nat. Vindobon. (sub nom. *C. glabra*, sec. det. Mez)». — [=*Cybianthus glabrus* (Mez) G. Agostini, 1978 : 433].

19. *C. madeirensis* A. C. Sm. 1939, Journ. Arn. Arbor. 20, 3 : 300.

Isotypus: «Brazilian Amazonia, State of Amazonas, Municipality Humaytá, basin of Rio Madeira, between Monte Christo and Santa Victoria on Rio Ipixuna, margin of river, November 15—17, 1934, N 7240, B. A. Krukoff». (Holotypus NY, microfiche N 777/E11!; isotypi A, F, MAD, MO, US (Pipoly, 1983 : 75)). — [=*Cybianthus spicatus* (Kunth) G. Agostini, sec. Pipoly, 1983 : 75 (cum auct. basion. H. B. K.)].

20. *Cybianthus cuspidatus* Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 297; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 227.

Isotypus: «Venezuela, prov. Merida, sine loco, N 1402, Linden».

21. *C. klotzschii* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 218.

Isosyntypus: Venezuela, «Caracas, Colonia Tovar, sine num., H. Karsten (sub nom. *Ardisia tovarensis* [H. Karst.], nom. nud.; *Cybianthus klotzschii* nov. spec., sec. Mez, 1901 in sched.)».

Isosyntypi: «Columbia, sine loco, N 904, Moritz (sub nom. *Myrsineae*)» (2).

22. *C. lagoënsis* Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 223. — *C. angustifolius* auct. non A. DC. 1841: Warm. 1975, Vid. Meddel. Dansk. Naturh. Foren. Kjoebenhavn, 17 : 452, p. p.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): Brazil, «ad Lagoa Sta., sine num., Warming. Ex herbario Eug. Warming. E mus. bot. Hauniensi (sub nom. *Cybianthus angustifolius* A. DC.; *C. lagoënsis* n. spec., sec. Mez, 1901 in sched.)» (LE!; lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.) C).

Протолог: «Central-Brasilien: Minas Geraës bei Lagoa Santa (Warming). — Herb. Warming».

23. *C. macrophyllus* Miq. 1856, in Mart. Fl. Bras. 10 : 292, tab. 36; Mez, 1902, in Engl. Pflanzenr. 9 (IV.236): 221.

Sp. auth. (isotypus?): Brazil, «Ega, Amazon., Novbr. [1]831, sine num., Poeppig (sub nom. *Cybianthus*)».

Протолог: «Crescit prope Ega in terra Amazonum: Pöppig n. 2709».

24. *C. viridiflorus* A. C. Sm. 1939, Lloydia 2, 3 : 204.

Isotypus: «British Guiana, northwestern portion of Kanuku Mountains, Mount Iramaikpang, open rocky summit, 975 m, edge of forest, Apr. 22, 1938, N 3661, A. C. Smith». (Holotypus NY!, microfiche N 778/C8!).

Исследование, результаты которого представлены в настоящей публикации, было осуществлено при финансовой поддержке Международного научного фонда и правительства Российской Федерации (грант № NV6300).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Мирсиновые (*Myrsinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). Типовые образцы восточноазиатских таксонов // Нов. сист. высш. раст. 1996а. Т. 30. С. 124—138.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 1. Палеотропические таксоны рода *Ardisia* // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 6. С. 31—42.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 2. Палеотропические таксоны родов *Badula—Monoporus* // Бот. журн. 1996в. Т. 81. № 7. С. 72—82.

Имханицкая Н. Н. Типовые образцы мирсиновых (*Myrsinaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 3. Палеотропические таксоны родов *Myrsine—Tapeinosperma* // Бот. журн. 1996г. Т. 81. № 8. С. 36—46.

Agostini G. Notes on Venezuelan taxa // Phytologia. 1978. Vol. 39. N 6. P. 433.

Agostini G. Una nueva clasificación del género *Cybianthus* (*Myrsinaceae*) // Acta Biol. Venezuel. 1980. Vol. 10. N 2. P. 129—185.

Authors of plant names. A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt, C. E. Powell. Comp. by C. E. Powell, P. M. Kirk et al. Kew, 1992. 732 p.

Candolle Alph. de. A review of the natural order *Myrsineae* // Trans. Linn. Soc. (London). 1834. Vol. 17. P. 95—138.

Candolle Alph. de. Second mémoire sur la famille des *Myrsinéacées* // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1841. Sér. 2. Bot. T. 16. P. 65—97.

Candolle Alph. de. Myrsineaceae // De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1844. Pars 8. P. 75—140, 668—670.
Förther H. Die Geschichte des Martius-Herbarium: seine Brasilienkollektion und Empfehlungen zur Typenwahl // Sendtnera. 1994. Bd 2. P. 5—24.
Holmgren P. K., Johnson D., Kallunki J. A. et al. Index to specimens filed in the New York Botanical Garden vascular plant type herbarium. Westport, 1985. 587 p.
Holmgren P. K., Keuken W., Schofield E. K. Index Herbariorum. Pt 1. The Herbaria of the world. 7 ed. Utrecht, 1981. 452 p. (Regn. Veg. Vol. 106).
Hooker W. J. Myrsine myrtoides Hook. // Hooker's Icones Plantarum. London, 1852. Vol. 9. Pl. 877.
Lundell C. L. The genus *Parathesis* of the *Myrsinaceae* // Contr. Texas Res. Found. A series of Botanical studies / Ed. by C. L. Lundell. 1966. Vol. 5. P. 1—206.
Lundell C. L. New genera and species of American *Myrsinaceae* — I // Wrightia. 1968. Vol. 4. N 2. P. 53—73.
Martius C. F. Ph. Herbarium florae brasiliensis. Plantae brasilienses exsiccatae, quas denominatas, partim diagnosi aut observationibus instructas. Monachii, 1837—1841. 352 p.
Mez C. Myrsinaceae // I. Urban. Symbolae Antillanae. Lipsiae—Parisiis—Londini, 1901. Vol. 2. Fasc. 3. P. 389—433.
Mez C. Myrsinaceae // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1902. H. 9. (IV.236). 437 S.
Miquel F. A. W. Myrsineae // C. F. Ph. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii, 1856. Vol. 10. P. 269—324.
Pipoly J. J. Contributions toward a monograph of *Cybianthus* (*Myrsinaceae*): III. A revision of subgenus *Laxiflorus* // Brittonia. 1983. Vol. 35. N 1. P. 61—80.
Pipoly J. J. A systematic revision of the genus *Cybianthus* subgenus *Grammadenia* (*Myrsinaceae*) // Mem. New York Bot. Gard. 1987. Vol. 43. P. 1—76.
Schlechtendal D. F. L. De plantis mexicanis a G. Schiede M. Dre. collectis. Continuatio // Linnaea. 1834. Bd 8. H. 5. S. 513—528.
Schlechtendal D. F. L., Chamisso A. Plantarum mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis. Addenda // Linnaea. 1831. Bd 6. H. 3. S. 385—430.
Urban I. Myrsinaceae. [in: I. Urban. V. Species novae, praesertim portoricenses] // Symbolae Antillanae. Berolini—Parisiis—Londini, 1899. Vol. 1. Fasc. 2. P. 377—386.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 IV 1996

SUMMARY

An annotated list of type specimens (36 herbarium sheets) belonging to 24 Neotropical taxa of genera *Ardisia*, *Conomorpha* (=*Cybianthus*), and *Cybianthus* (*Myrsinaceae*) kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (St. Petersburg) is presented. Primary scientific name of a taxon (basionym) with nomenclatural citation, text of herbarium label in LE, category of type, number of sheets, information on location of type collection in other herbaria and accepted name of the species are given. Type material includes 1 holotype, 7 isolectotypes (all are designated here), 19 isotypes, and 9 isosyntypes. The new name *Ardisia grisebachiana* Alain is proposed to replace the later homonym *A. multiflora* Griseb. The new combination *Stylogyne latipes* (Mart.) Imch. is made.

УДК 069.51 : 582.972 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© А. Н. Сенников

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *RUBIACEAE*, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ). Подсемейство *IXOROIDEAE*

A. N. SENNIKOV. THE TYPE SPECIMENS OF THE FAMILY *RUBIACEAE* KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, ST. PETERSBURG). SUBFAMILY *IXOROIDEAE*

В первой части списка типовых образцов сем. *Rubiaceae* Гербария БИН РАН (LE) представлены 239 таксонов, относящихся к подсем. *Ixoroideae*. Указан статус типовых образцов, приведены цитаты из гербарных этикеток и протологов.

Данной сводкой открывается цикл работ, посвященных типовым образцам таксонов сем. *Rubiaceae* Juss., хранящимся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Нами были выделены автентичные образцы 239 таксонов различного ранга, относящихся к подсем. *Ixoroideae* Raf. (в понимании объема подсемейства мы следуем E. Robbrecht (1988)). В автентичном материале по этой группе наиболее широко представлены южноамериканские коллекции XIX в., определенные авторами обработок во «Flora Brasiliensis» J. Müller «Argoviensis» (1881) и C. Schumann (1888—1889), а также известным специалистом по американским мареновым P. Standley (1930, 1931a—c). Большая часть описанных H. Karsten видов представлена в его гербарной коллекции из Колумбии и Венесуэлы (середина XIX в.). Один типовой образец из Юго-Восточной Азии (с о-ва Калимантан) подписан французским ботаником Th. Valeton. Эти гербарные материалы либо являются голотипами, либо могут иметь приоритет при выборе лектотипа. Прочие автентики — дублеты оригиналов, хранящихся в Берлине (B) (по-видимому, погибли во время второй мировой войны), Брюсселе (BR), Кембридже (A), Маниле (PNH), Париже (P) и в других гербариях мира. Автентичные материалы коллекции A. von Chamisso, не вошедшие в данную статью, публикуются Н. Н. Имханицкой (1996).

В приведенном далее алфавитном перечне типовых образцов даны название таксона, цитата его первоописания, статус автентика (нами принимаются только определенные «Международным кодексом ботанической номенклатуры» (International code..., 1994) категории), текст гербарной этикетки образца, хранящегося в С.-Петербурге (этот текст заключен в кавычки), при необходимости дополненный сведениями из протолога, а также указаны количество листов (f.) и точное или предположительное место хранения голотипа (лектотипа). Гербарные образцы таксонов, изданных N. Wallich, цитируются согласно стандарту, предложенному N. Majumdar и R. Banerjee (1976).

Alibertia bertieriifolia Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 384. — Syntypi: Brasilia, «prope Barra, prov. Rio Negro, pl. fem., Oct. 1851, N 1881, R. Spruce» (1 f.); «in umbrosis humidis Rio Negro, Sept. 1828, N 1453, L. Riedel» (1 f.); «in umbrosis humidis prope Barra, Sept. 1828, L. Riedel» (1 f.).

A. curviflora Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 387. — Isotypus: «In Peruviae orientalis montibus secus flumen Mayo prope Tarapoto, Jul.—Aug. 1856, N 4806, R. Spruce» (holo — B).

A. hadrantha Standl. 1936, Publ. Field Mus. (Bot.), Ser. 2, 5 : 177. — Isotypus: «Brasil, Territory of Acre, near mouth of Rio Macauhan, a tributary of Rio Yaco», basin of Rio Purús, «on terra firma, 2 Sept. 1933, N 5735, B. Krukoff» (holo — NY).

A. hexagyna Karst. 1860, Linnaea, 30, 2 : 144. — Specimina auth.: «Llano de St. Martin, Paraiso, H. Karsten» (2 f.).

A. humilis Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 391. — Holotypus: Brasilia, «in campis arenosis» ad fluvium «Rio Pardo, Sept. 1826, N 550, L. Riedel».

A. jacquinioides Griseb. 1866, Cat. Pl. Cub.: 123. — Isotypus: «Cuba orientalis», prope Baracoa, «1860—64, N 2663, C. Wright» (holo — GH).

A. longiflora Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 412. — Isotypus: Brasilia australis, «Rio de Janeiro, in 1887, N 17034, A. Glaziou» (holo — B?).

A. macrophylla Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 384. — Syntypus: Brasilia, «in fruticetis et campis siccis prov. Mato-Grosso prope Cuyabá, Sept. 1827, N 1157, L. Riedel».

A. myrciifolia Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 393. — Syntypus: Brasilia, «in vicinibus Santarem in prov. Pará, Sept. 1850», N 978, «R. Spruce».

A. obtusa Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 393. — Syntypus: «Brasilia, Bahia, N 1669, Blanchet».

A. oligantha Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 385. — Holotypus: Brasilia, «in fruticetis humidiusculis» in prov. «Mato-Grosso, Febr. 1828, N 1482, L. Riedel».

A. rigida Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 391. — Isotypi: Brasilia, prov. Bahia, in montibus prope «Jacobine, N 2614, Blanchet» (2 f.) (holo — B?).

A. sessilis (Vell.) Schumann var. *reticulata* Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 395. — Syntypus: Brasilia australis, «Rio de Janeiro, in 1881, N 12766, A. Glaziou».

A. vaccinioides Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 389. — Isotypus: Brasilia australis, «Rio de Janeiro, in 1885—86, N 16121, A. Glaziou» (holo — B?).

Amaioua hirsuta Poepp. 1841, Nov. Gen. Sp. Pl. 3 : 25. — Isotypi: Brasilia, «prope Ega, N 2823, Pöppig» (2 f.) (holo — W).

A. laureaster Mart. 1841, Flora, 24, Beibl. 2 : 84. — Syntypus: «Brasilia», ad fluvium Tagoahy prov. Cuyabanae et prope San Carlos prov. S. Apuli, Oct. et Nov. 1839, «N 617, Martius».

A. surinamensis Steud. 1843, Flora, 26, 45 : 763. — Isotypus: «Surinam, N 1187, Hostmann» (holo — K).

Basanacantha spinosa (Ruiz et Pav.) Schumann var. *ferox* Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 378. — Syntypi: Brasilia, «in silvis umbrosis prope Mandiocca, N 403, L. Riedel» (1 f.); «Brasilia, N 8752, A. Glaziou» (1 f.); «Paraguay, prope d'Assomption, Mai 1874, N 1754, B. Balansa» (1 f.).

B. spinosa (Ruiz et Pav.) Schumann var. *polyantha* Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 377. — Syntypi: Brasilia, «in collibus siccis prope Rio de Janeiro, Jul. (fl.), Sept. (fr.) 1832, N 648, L. Riedel» (2 f.); prope Mandiocca et Ilha do Covernador, Luschnath in «Martii Hb. Fl. Bras. N 114» (1 f.); «Rio de Janeiro, in 1881, N 12759, A. Glaziou» (1 f.); Bahia, «in silvis prope Almada, Aug. 1822, N 402, L. Riedel» (1 f.).

Brachytome scortechinii King et Gamble, 1904, Journ. As. Soc. Bengal, 72, 2, 4 : 198. — Syntypus: Perak, «N 2999, L. Wray».

B. wallichii Hook. f. 1871, Icon. Pl., Ser. 3, 11 : 70, tab. 1088. — Syntypus: «East Bengal», Darjeeling and Bhotan, «Kew distrib. 1862—3, N 2787, Griffith».

Charpentiera bracteata Vieill. 1865, Bull. Soc. Linn. Normandie, 9 : 346 (n. v.). — Isotypus: «New Caledonia, Wagap, N 689, E. Vieillard» (Hochreutiner, 1910 : 291) (holo — P?).

Chomelia bipindensis Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 339. — Syntypi: «Kamerun, Station Bipinde», im Primärwalde [«Urwaldgebiet»], bl., 23. Apr. 1896, «N 880, G. Zenker» (1 f.); «Kamerun, Station Bipinde, im Primärwald, Apr. 1899, N 2026, G. Zenker» (1 f.).

C. laxissima Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 340. — Isotypus: «Kamerun», im Buschwald zwischen der «Barombi-Station» und Kumba, fl., 17 Juni «1890, N 312, Preuss» (holo — B).

Coffea baviensis Drake, 1895, Journ. Bot. (Paris), 9, 13 : 235. — Syntypus: «Tonkin, bois à la base du mont Bavi, près de Tu-Phap, Mai 1887, N 2648, B. Balansa».

C. densiflora Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 965. — Isotypus: «Java», in sylvis montis Salak, Blume (holo — L).

C. floribunda Mart. 1841, Flora, 24, Beibl. 2 : 85. — Isotypus: «Brasilia», prov. Cujabanae, in Morro do Rio da Casca, «N 619, Martius» (holo — M?).

C. floribunda Miq. 1850, Linnaea, 22, 7 : 804. — Isotypus: «Brasilia, Bahia, Jacobine, N 3282, Blanchet».

C. jenkinsii Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 155. — Syntypus: «East Bengal», Khasia mountains, «Kew distrib. 1861—2, N 3015, Griffith».

C. khasiana Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 154. — Syntypi: «Khasia, 4 Nov. 1871, N 15902, C. Clarke» (1 f.); Khasia, «Jowye, Jainteas, 19 Oct. 1867, N 5707, C. Clarke» (1 f.).

C. macrochlamys Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 462. — Isotypus: «Kamerungebiet», auf Laterit an halbschattigen, feuchten Orten bei «Lole, 10 XII 1894, N 5, A. Staudt» (holo — B).

C. odorata Forst. f. 1786, Fl. Ins. Austr. Prodr.: 16. — Specimen auth.: Hb. Fischeri ex Hb. Forsteri.

C. spathicalyx Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 464. — Isotypus: «Kamerun, bei der Yaúnde-Station, in den Jahren 1890—94, N 79, G. Zenker und A. Staudt» (holo — B).

C. staudtii Froehn. 1897, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 1 : 236. — Isotypus: «Kamerun», Johann Albrechtshöhe auf humösen Felsen, bl., «N 548, A. Staudt» (holo — B).

C. travancorensis Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Orient. 1 : 435. — Syntypi: «Hb. R. Wightii e Travancore» in Wall. list 6245A,B (2 f.).

Conosiphon polycarpum Karst. 1860, Linnaea, 30, 2 : 155. — Holotypus: Colombia, «Llano del Rio Meta, H. Karsten» (cum isotypo).

Diplospora beccariana King et Gamble, 1903, Journ. As. Soc. Bengal, 72, 2, 4 : 225. — Syntypus: «Borneo, N 300, O. Beccari».

D. cuspidata Val. 1912, Bot. Jahrb. 48, 1-2 : 116. — Holotypus: «Borneo, O. Beccari».

D. mollissima Hutch. 1916, Publ. Arn. Arbor. 4, 2 : 401. — Syntypi: «China, Yunnan, Szemao, forests to the east, N 12246, A. Henry» (1 f.); ibid., «forests to the southeast, N 12246A, A. Henry» (1 f.); ibid., «Yulo forests to the south, N 12928, A. Henry» (1 f.).

Discospermum dalziellii Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 158. — Isotypi: «Ceylon, CP 561, Thwaites» (2 f.) (holo — K).

D. erytrosporum Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 158. — Syntypus: «Ceylon», Ambagamowa District, «CP 2510, Thwaites».

Duroia amapana Steyerm. 1965, Mem. New York Bot. Gard. 12, 3 : 209. — Paratypus: «Brazil, Rio Oiapoque, cultover forest 4 km southeast of Clevelandia, 27 July 1960, N 47186, H. Irwin and L. Westra».

D. petiolaris Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 364. — Syntypi: «Brasilia borealis, prope San Gabriel da Cachoeira, ad Rio Negro, Jan.—Aug. 1852, N 2177, R. Spruce» (1 f.); Brasilia, in prov. do Alto Amazonas, «prope Panurè ad Rio Uaupès, Oct. 1852—Jan. 1853, N 2888, R. Spruce» (1 f.).

D. velutina Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 366. — Isotypus: «Brasilia septentrionalis», in prov. do Alto Amazonas, «secus Rio Negro, inter Barra et Barcellos, Nov. 1851, N 1910, R. Spruce» (holo — B?).

Enterospermum littorale Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 92. — Syntypi: «Sansibar-Küste, Bagamojo, fr., Mai 1874, N 1302, J. M. Hildebrandt» (3 f.). (Lectotypus (Bridson, 1988 : 600): «Mozambique, Luame R., Kirk» — K).

Exechostylis flaviflora Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 68. — Isotypus: «Kamerun», Johann Albrechtshöhe, 29. Jan. 1896, fl., «N 565, A. Staudt» (holo — B).

Garapatica edulis Karst. 1860, Linnaea, 30, 2 : 114. — Specimen auth.: «Prope Tomarazon, H. Karsten».

Gardenia candida A. C. Smith, 1953, Journ. Arn. Arbor. 34 : 98 (n. v.). — Isoty-

pus: «Fiji, Vanua Levu, Mathuata, Scanggangga Plateau, in drainage of Korovuli River, vicinity of Natua, 25 Nov.—8 Dec. 1947, N 6640, A. Smith» (holo — A).

G. carinata Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 560. — Isotypus: Pinang, Porter in Wall. list 8271 (holo — K).

G. lateriflora Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 442. — Syntypus: «Gabon, in ditione Munda, Sibangefarm, 9 XII 1881, N 339, H. Soyaux».

G. maruba Sieb. 1826, in Blume, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 1015. — Isotypus: «Japonia, Dr. von Siebold» (holo — L).

G. mollis Schlecht. 1906, Bot. Jahrb. 39, 2 : 256. — Isotypus: «Neu-Kaledonien», Nord-Bezirk, in den Wäldern des Mt. Ygnambi «bei Outbatche, 19. Dec. 1902, N 15504, R. Schlechter» (holo — B).

G. ngouensis Schlecht. 1906, Bot. Jahrb. 39, 2 : 257. — Isotypus: «Neu-Kaledonien», Süd-Bezirk, in den Wäldern der Berge am Ngoue, bl., 11. Nov. 1902, «N 15268, R. Schlechter» (holo — B).

G. obscurinervia Merr. 1916, Philipp. Journ. Sci. (Bot.), 11, 1 : 32. — Isotypus: «Philippine Islands, Prov. of Sorsogon, Luzon», Mount. Pocdal, «1 Aug. 1915, Bur. Sci. 23492, M. Ramos» (holo — PNH).

G. ramosii Merr. 1926, Philipp. Journ. Sci. (Bot.), 29, 4 : 489. — Syntypus: «Philippines, Bohol», Kalingohan, «Aug. 1923, N 43283, M. Ramos».

G. resinifera Korth. 1851, Nederl. Kruidk. Arch. 2, 2 : 191. — Suntypus: «Borneo», prope Poeloe-Lampei, ad montem Pamatton, «Korthals» (holo — L).

G. tentaculata Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 119. — Syntypus: «Burma and Malay peninsula, Kew distrib. 1862—3, N 2810, Griffith».

G. tetrandra Bedd. 1874, Icon. Pl. Ind. Orient. 1 : 4, tab. 20. — Specimen auth.: Herb. R. Beddome ex BM.

G. tomentosa Blume ex DC. 1830, Prodr. 4 : 379. — Isotypus: «Java, Blume» (holo — G).

G. tropidocarpa Wernh. 1918, Journ. Bot. (London), 56 : 75. — Syntypi: «New Guinea, Sogeri Region, Mt. Wori-wori, south lap, 1885—6, N 738, H. Forbes» (1 f.); «New Guinea, Sogeri Region, Mt. Wori-wori, 1885—6, N 926, H. Forbes» (1 f.).

G. zanguebarica Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 105. — Isotypi: «Zanzibarküste, Bagamojo, Kingani, Uferwälder, Mai 1874, N 1268, J. M. Hildebrandt» (2 f.) (holo — K).

Gardeniopsis longifolia Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 8 : 250. — Isotypus: «Sumatra» occidentalis in prov. Doekoe, «Korthals» (holo — U?).

Griffithia gardnerii Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 158. — Isotypus: «Ceylon, CP 657, Thwaites» (holo — K).

G. rugulosa Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 159. — Isotypus: «Ceylon», Ambagamowa, Saffragam and Galle Districts, «CP 245, Thwaites» (holo — K).

Hyptianthera rhamnoides Zoll. et Moritz, 1846, in Zoll. Syst. Verz.: 60. — Isotypus: «Java», in fruticetis prope Tjicoyam, 15 Aug. 1842, «N 501, Zollinger».

Ixora amoena Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 571. — Syntypi: «Insula Penang et Dinding, in 1822» in Wall. list 6121D (1 f.); G. Finlayson in Wall. list 6121E (1 f.).

I. anemodesma Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 86. — Isotypus: «Kamerun», Station Lolodorf, am Berg M'banga, 28. Apr. 1895, bl., «N 261, A. Staudt» (holo — B).

I. asteriscus Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 86. — Isotypus: «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, bl., 16 Jan. 1897, N 1245, G. Zenker» (holo — B).

I. bahiensis Benth. 1850, Linnaea, 23, 4 : 447. — Isotypus: «Brasilia», in prov. Bahia, in silvis ad Ilheos, «N 612, Martius».

I. bartlingii Elmer, 1911, Leafl. Philipp. Bot. 3, 54 : 1020. — Isotypus: «Philippine Islands, Island of Sibyan, prov. of Capiz, Magallanes (Mt. Ging-Ging), Apr. 1910, N 12223, A. Elmer» (holo — PNH).

I. baviensis Drake, 1895, Journ. Bot. (Paris), 9, 13 : 234. — Syntypus: «Tonkin, Tu-Phap, dans les bois, Jan. 1888, N 2661, B. Balansa».

I. benthamiana Muell. Arg. 1875, Flora, 58, 29 : 455, 459. — Syntypus: «Brasilia, in prov. Rio de Janeiro ad Rio S. Joâo, fl., N 876, Pohl».

I. calycina Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 155. — Isotypus: «Ceylon, CP 448, Thwaites» (holo — K).

I. cumingiana Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp.: 183. — Syntypi: «Insulae Philippinae», prov. Albay, «N 895, H. Cuming» (1 f.); prov. Albay, «N 1223, H. Cuming» (2 f.); Prov. Batangas ó Isla Mindoro, «N 1566, H. Cuming» (2 f.).

I. decora A. C. Smith, 1953, Journ. Arn. Arbor. 34 : 100 (n. v.). — Isotypus: «Fiji, Vanua Levu, Mathuata Mt. Numbuiloa, 27 Oct.—10 Nov. 1947, N 6376, A. Smith» (holo — A).

I. euosmia Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 355. — Syntypi: «Kamerun, Bipinde», am Locundje-Ufer, «im Urwald, fr., 15 März 1897, N 1336, G. Zenker» (1 f.); «Kamerun, Bipinde», ibid., bl., «2 Oct. 1896, N 1108, G. Zenker» (1 f.).

I. finlaysoniana Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 572. — Isotypus: Finlayson in Wall. list. 6166 (holo — K).

I. grandifolia Muell. Arg. 1875. Flora, 58, 29 : 454, 458. — Syntypi: «Brasilia, prov. Bahia, in locus petrosis umbrosis prope Castelnovo, Nov. 1821, N 472, L. Riedel» (2 f.).

I. greenwoodiana A. C. Smith, 1953, Journ. Arn. Arbor. 34 : 102 (n. v.). — Isotypus: «Fiji, Viti Levu, Mt. Koroyanitu, 12 Mai 1947, N 4249, A. Smith» (holo — A).

I. henryi Lévl. 1914, Feddes Repert. 12 : 178. — Syntypus: «China, Yunnan, Szemao, N 11637A, A. Henry».

I. heterophylla Muell. Arg. 1881, in Mart. Fl. Bras. 6, 5 : 68. — Isotypus: Brasilia, in prov. Rio de Janeiro, «in sylvis [fruticetis] umbrosis Serra Estrella, fl., 04. 1823, N 342, L. Riedel» (holo — BR?); specimen auth.: «in fruticetis prope Porto-Estrella, 02—03. 1823, L. Riedel».

I. hildebrandtii Drake, 1897, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, 2, 165 : 1309. — Syntypus: «Madagascar, Apr. 1879, N 2947, J. M. Hildebrandt».

I. jucunda Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 155. — Isotypus: «Ceylon, CP 702, Thwaites» (holo — K).

I. linderi Hutch. et Dalz. 1931, in Fl. Trop. Afr. 2, 1 : 86, in clavi, 87. — Isotypus: «Liberia, Monrovia, sandy soil back of beach, 12 Nov. 1926, N 1536, D. Linder» (holo — A).

I. macrophylla Bartl. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 487. — Isotypus: In ins. «Luzon», Hb. Haenke «Presl» in «1837» distribuit (holo — G).

I. myrsinoides A. C. Smith, 1953, Journ, Arn. Arbor. 34 : 101 (n. v.). — Isotypus: «Fiji, Viti Levu, Mba, Mt. Namendre, 27 Mai 1947, N 4529, A. Smith» (holo — A).

I. neocaledonica Hochr. 1910, Bull. New York Bot. Gard. 6, 21 : 290. — Isotypus: «New Caledonia, Wagap, N 2798, E. Vieillard» (holo — NY).

I. nigricans R. Br. ex Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Orient. 1 : 428. — Syntypi: Penang, 1822 in Wall. list 6154C (2 f.); «India orientalis, N 1335, R. Wight» (1 f.).

I. opaca R. Br. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 573. — Syntypus: Hb. Finlaysonii in Wall. list 6141B.

I. parviflora Vahl var. *zeylanica* Benth. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 143. — Syntypus: «Ceylon, CP 2, Thwaites».

I. pedionoma A. C. Smith, 1953, Journ. Arn. Arbor. 34 : 99 (n. v.). — Isotypus: «Fiji, Vanua levu, Mathuata Matua, 25 Nov.—8 Dec.1947, N 6703, A. Smith» (holo — A).

I. phellopus Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 357. — Isotypus: Unteres Congogebiet, «Loango, Tonde-Hochwald, bl., 9 III 1876, N 270, H. Soyaux» (holo — B).

I. pubescens Willd. var. *glabrifolia* Muell. Arg. 1881, in Mart. Fl. Bras. 6, 5 : 62. — Syntypi: Brasilia, «in vicinibus Pará, Jul.—Aug. 1849, N 328, R. Spruce» (1 f.); «prope Pará, N 9456, Burchell» (1 f.); Pará, «ad flumen Tocantins inter S. Joâo et S. Anna, N 9270, Burchell» (1 f.).

I. riedeliana Muell. Arg. 1875, Flora, 58, 29 : 455, 459. — Holotypus: «Brasilia, Rio de Janeiro, in sylvis, Oct. 1835, sine num., L. Riedel» (cum 2 isotypi).

I. siamensis Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 573. — Isotypus: Herb. Finlaysonii e Bangkok regionis Siamensis in Wall. list 6162 (holo — K?).

I. sparsifolia K. Krause, 1908, Bot. Jahrb. 40, 3 : 328. — Isotypus: Equador, in arboretis fruticetisque densis circum Eutable prope Naranjal, «N 5589, F. Lehmann» (holo — B).

I. spruceana Muell. Arg. 1875, Flora, 58, 29 : 454, 458. — Isotypus: «In prov. do Alto Amazonas, in vicinibus Barra secus Rio Negro, Dec.—Mart. 1850—51, N 982, R. Spruce» (holo — BR).

I. subsessilis Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 572. — Syntypus: Mt. Sillet, W. Gomez in Wall. list 6139D.

I. thwaitesii Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 138. — Isotypus: «Ceylon, CP 748, Thwaites» (holo — K).

I. timorensis Decaisne, 1834, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 3 : 418. — Isotypi: «Timor» (4 f.) (holo — P).

I. venulosa Benth. 1850, Linnaea, 23, 4 : 446. — Syntypus: «Brasilia, prov. Minas Geraës ad Caldas, fl., 18.10.1866, Ser. 1, 275 1/2b, A. Regnell» (1 f.).

Примечание. Очевидно, по ошибке на этом полностью соответствующем протологу образце указана более поздняя дата по сравнению с датой в протологе.

I. viridiflora Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 358. — Isotypus: «Kamerun, Station Bipinde, im Primärwald, bl., 13. Juni 1896, G. Zenker» (holo — B).

I. wallichii Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Orient. 1 : 428. — Isotypus: R. Wight in Wall. list 6129D (holo — K).

I. warmingii Muell. Arg. 1875, Flora, 58, 29 : 455, 459. — Syntypus: «Brasilia», in prov. Minas Geraës, ad Corrego Fundo, «N 5660, Sello».

I. yaouchensis Schlecht. 1906, Bot. Jahrb. 39, 2 : 260. — Isotypus: «Neu-Kaledonien», in den Wäldern der «Berge bei Yaouché, fr. juv., 24 Sept. 1902, N 14789, R. Schlechter» (holo — B).

I. yunnanensis Hutch. 1916, Publ. Arn. Arbor. 4, 2 : 412. — Paratypus: «China, Yunnan, Red River banks, Manpan, N 10370, A. Henry» (holo — A).

Kraussia floribunda Harv. ex Sond. 1850, Linnaea, 23 : 52. — Syntypus: «Port Natal, Gueinzius», misit «Sonder».

Kutschubaea insignis Fisch. 1830, in DC. Prodr. 4 : 373. — Icon. cum descriptione originali Fischeri (holo — G-DC).

Примечание. Хранящийся в Гербарии БИН рисунок с описанием нового рода и вида *Kutschubaea insignis* Fisch., несомненно, воспроизведен с типового образца, находящегося в гербарии A. P. de Candolle (G-DC). Увиденная нами на микрофишах фотография этого образца имеет следующую этикетку: «Il croit dans forêts qui sont entre le chemin qui va à Kaw et les [...] de la Gabrielle. Cayenne, Martin». Собранные J. Martin гербарные образцы поступили в Париж и далее рассылались оттуда в другие коллекции (см., например: Index..., 1970). Один из образцов J. Martin, представляющий собой *Kutschubaea insignis*, находился в гербарии F. von Fischer. Переведенная на латинский язык этикетка цитируется в приложенном к рисунку описании («Habitat in sylvis Guianae Gallicae inter viam ad Kaw tendentem et inundatas Gabriellae plagas. Primus detexit cl. Martin») и протологе вида, изданном по письму Fischer в работе de Candolle (1830 : 373) («In Guianâ Gallicâ in sylvis inter viam ad Kaw tendentem et inundatas plagas Gabriellae, detexit cl. Martin»).

Как следует из протолога, изданное de Candolle описание вида составлено Fischer и послано в Женеву вместе с гербарным образцом и рисунком, возможно, тем же самым, что теперь хранится в Петербурге. Единственный гербарный образец в Женеве, по которому составлено описание, следует считать голотипом, а рисунок в Петербурге — одним из элементов протолога.

K. neblinensis Steyerm. 1964, Mem. New York Bot. Gard. 10, 5 : 216. — Isotypus: «Venezuela, Cerro de la Neblina, Rio Yatua, occasional in forest north of Camp 3, 17 Nov. 1957, N 42084, B. Maguire, J. Wurdack and C. Maguire» (holo — NY).

Leptactina latifolia Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 432. — Isotypus: «Kamerun», bei Lolodorf an lichten Stellen auf Laterit, bl., «N 348, A. Staudt» (holo — B).

Oxyanthus macrophyllus Schweinf. ex Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 110. —

Syntypus: Nile Land, «Djur-land, bei Okel am Bache, 7 Mai 1869, N 1734, G. Schwenfurth».

O. oliganthus Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 345. — Isotypus: «Kamerun, Station Bipinde» im Primärwald bei Buamba, bl., 10 Oct. «1896, N 1109, G. Zenker» (holo — B).

O. schlechteri Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 165. — Isotypus: Mosambique, Delagoa-Bai, «bei Lourenço-Marques» im Gebüsch, bl., «30 Nov. 1897, N 11551, R. Schlechter» (holo — B).

O. stenocarpus Schumann, 1903, Bot. Jahrb. 33, 2 : 345. — Isolectotypus: «Usambara, Station Gohja, im Urwald» als Unterholz bei Bulua, bl., «3 Sept. 1893, N 4265, C. Holst». (Lectotypus (Bridson, 1988 : 529) — K).

Pachystylis guelcheriana Schumann, 1889, in Schumann u. Hollr. Fl. Kaiser Wilh. Land: 113. — Isotypus: «Neu Guinea, Kaiser Wilhelmsland», II. Augusta-Station am Fusse der Berge, «im Jahre 1887, N 758, M. Hollrung» (holo — B).

Pavetta angustifolia Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 156. — Isotypus: «Ceylon, CP 267, Thwaites» (holo — K).

P. assamica Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 119. — Paratypus: Chittagong, H. Bruce in Wall. list 6175C (holo — K).

P. bengalensis Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 99. — Paratypi: «India orientalis, Canara, Sule-baddu, prope urbem Mangalor, in 1847, N 123, ed. R. Hohenacker» (2 f.) (holo — K).

P. birmahica Brem. var. *tomentosa* Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 116. — Isotypi: «East Bengal» (Burma), «Kew distrib. 1861—2, N 3010, Griffith» (2 f.) (holo — K).

P. blanda Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 94. — Isotypus: «Ceylon, CP 2456, Thwaites» (holo — K); paratypus: «Ceylon, CP 2512, Thwaites».

P. brachycoryne Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 81. — Syntypi: «Kamerun, bei Bipinde im Urwald, im Jahre 1898, N 1646, G. Zenker» (1 f.); «Kamerun», im Urwaldgebiet bei Station Johann Albrechtsburg, 15. Febr. 1897, bl., «N 848, A. Staudt» (1 f.).

P. breviflora DC. var. *ciliolata* Gamble ex Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 98. — Paratypus: «India orientalis, N 1479, R. Wight» (holo — K).

P. brownii Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 125. — Isotypus: Australia borealis, Gulf of «Carpentaria, in 1802—5, N 3449, R. Brown» (holo — K).

P. catophylla Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 80. — Isotypus: Mosambique, Delagoa-Bai, Strauchwerk bei «Lowrenço-Marques, 1 XII 1897, N 11568, R. Schlechter» (holo — B).

P. corynostylis Schumann, 1895, in Engl. Pflanzenw. Ost.-Afr. C : 388. — Isotypus: Tanzania, «Kilimanjaro», Kisuaberg, «Jan. 1894, N 1679, G. Volkens» (holo — B).

P. cumingii Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 109. — Isotypi: «Philippines», Luzon, prov. Albay, «N 1322, H. Cuming» (3 f.) (holo — K).

P. finlaysoniana Wall. ex Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 116. — Isotypus: Siam, Finlayson in Wall. list 6177 (holo — K).

P. gabonica Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 77. — Paratypi: «Gabon, in ditione Munda, Sibange-Farm, 17 VI 1880, N 91, H. Soyaux» (1 f.); «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, im Jahre 1898, N 1565, G. Zenker» (1 f.) (holo — K).

P. gardeniifolia A. Rich. 1847, Tent. Pl. Abyss. 1 : 351. — Isotypi: Abyssinice, «ad montes in prov. Schoata, 16 Jul. 1842, N 1141, G. Schimper» (3 f.) (holo — P).

P. gleniei Thwaites ex Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 152. — Isolectotypus: «Ceylon, CP 2815»a, «Thwaites», fide R. Sundara Radhavan, 16 IX 1971 in sched. (Lectotypus (Bremekamp, 1934 : 81) — K).

P. gleniei Thwaites ex Hook. f. var. *pubescens* Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 81. — Isotypus: «Ceylon, CP 2815»b, «Thwaites», fide R. Sundara Radhavan, 16 IX 1971 in sched. (holo — K).

P. hispidula Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Orient. 1 : 431. — Isotypus: «Peninsula Indiae orientalis, N 1343, R. Wight» (holo — K).

P. hispidula Wight et Arn. var. *zeylanica* Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 151. — Isolectotypus: «Ceylon, CP 742, Thwaites». (Lectotypus (Bremekamp, 1934 : 90) — K).

P. hochstetteri Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 182. — Isotypi: «Abyssinia, Ado, in regionibus montosis prope Schachagenni ditionis Memsach, 15 Dec. 1837, N 210, G. Schimper» (2 f.) (holo — K); paratypus: «Abyssinia septentrionalis (Eritrea), Ghinda, hauteurs Donkollo, 16 Mai 1892, N 2166, G. Schweinfurth et D. Riva».

P. hohenackeri Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 98. — Isotypi: India, Madras, «mont. Nilagiri, prope Sispara, N 1379, ed. R. Hohenacker» (holo — K).

P. incarnata Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 950. — Specimen auth.: «Java», in hortis colitur et verosimile ex China introducta, «Blume».

P. involucrata Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 156. — Isotypus: «Ceylon, CP 428, Thwaites» (holo —K).

P. javanica Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 949. — Specimen auth.: «Java», in sylvis montosis Salak etc., «Blume».

P. korthalsiana Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 7 : 197. — Isotypus: «Sumatra» occidentalis, «Korthals» (holo — U?).

P. lanceolata Eckl. ex Eckl. et Zeyh. 1837, Enum. Pl. Zeyl. 3 : 364. — Isotypi: «Africa australis, in sylvis primaevis Olifantshoek, prope Fort Beaufort ad flumen Katrivier, in 1836, N 2303, Ecklon» (2 f.).

P. lasiobractea Schumann, 1901, Bot. Jahrb. 30, 3-4 : 415. — Isotypus: «Unyika», Umalia, im Wald der Uwurungu-Berge, im Jahre 1899, «N 1466, W. Goetze» (holo — B).

P. longituba Miq. 1856, Fl. Ind. Bat. 2 : 278. — Isotypus: «Java», in de wouden op den Salak, Blume (holo — U?).

P. macrophylla Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 953. — Isotypus: «Java, Korthals» (holo — L).

P. macroptera Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 7 : 197. — Syntypus: «Sumatra» occidentalis, «Korthals».

P. macrostemon Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 83. — Isotypus: «Kamerun», im Urwald an schattigen, feuchten Orten bei Lolodorf, bl., «23. Marz 1895, N 162, A. Staudt» (holo — B).

P. madrassica Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 91. — Paratypus: «Peninsula Indiae orientalis, Kew distrib. 1866—7, N 1481, R. Wight» (holo — E).

P. melanophylla Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 85. — Isotypus: «Kamerun, Bipinde, Urwaldgebiet, 21.12.1897, N 1608, G. Zenker» (holo — B).

P. microlancea Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 80. — Isotypus: Africa australis, Transvaal, «Komatipoort, 15 XII 1897, N 11760, R. Schlechter» (holo — B).

P. microthamnus Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 84. — Isotypus: Kamerun, an feuchten schattigen Gebirgsabhängen im Gebüsch am Berg Mbanga bei Lolodorf, 7. Juli 1895, bl., «N 373, A. Staudt» (holo — B).

P. mindanaënsis Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 88. — Isotypus: «Philippines, Mindanao, Distr. of Davao, Todaya (Mt. Apo), July 1909, N 11233, A. Elmer» (holo — K).

P. montana Reinw. ex Blume vat. *borneënsis* Korth. ex Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 7 : 195. — Isotypus: «Borneo», Dussun, «Korthals» (holo — U?).

P. montana Reinw. ex Blume f. *lanceolata* Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 7 : 195. — Isotypus: «Java», in monte Salak, «Blume» (holo — U?).

P. naucleiflora R. Br. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 575. — Isotypus: Pulo Penang in Wall. list 6171 (holo — K).

P. nova-guineënsis Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 111. — Isotypus: «Neu-Guinea, Kaiser Wilhelmsland, im Jahre 1866, N 504, M. Hollrung» (holo — B).

P. nyassica Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 150. — Isotypus: «Deutsche Ost Afrika, Nyassagebiet, Kondeland, N 85, A. Stolz» (holo — B).

P. parvifolia Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp. : 183. — Isotypi: «Insulae Philippinae, N 1394, H. Cuming» (2 f.) (holo — K).

P. polita Miq. 1869, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 4, 7 : 196. — Isotypus: «Borneo» australis, «Korthals» (holo — U?).

P. salicifolia Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 951. — Isotypus: «Sumatra, Korthals» (holo — L).

P. scabrifolia Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 100. — Paratypus: «China, Yunnan, N 12701, A. Henry» (holo — K).

P. schumanniana F. Hoffm. ex Schumann, 1895, in Engl. Pflanzenw. Ost Afr. C : 389. — Syntypus: «Nyassaland, im Jahre 1891, N 589, J. Buchanan». (Lectotypus (Bridson, 1988 : 672): «Malawi, N 734, Buchanan» — K).

P. silvae Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 81. — Isotypus: Portuguese East Africa, «Macocololo, 19.01.1898, N 12057, R. Schlechter» (holo — B).

P. staudtii Hutch. et Dalz. 1931, in Fl. West Trop. Afr. 2, 1 : 89, in clavi. — Isotypus: S. Nigeria, Johann Albrechtshöhe, «N 599, A. Staudt» (holo — K).

P. suffruticosa Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 85. — Isotypus: Kamerun, bei Lolodorf im Ngumbagebirge, auf schattigen, humösen Stellen des Urwaldes, 19 XII 1894, «N 4», A. Staudt (holo — B).

P. sumbawaënsis Brem. var. *glabrescens* Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 121. — Paratypus: «Timor, in 1882—3, N 3675, H. Forbes» (holo — L).

P. tarennixora Wernh. 1918, Journ. Bot. (London), 56 : 76. — Isotypus: «New Guinea, Sogere, N 454, H. Forbes» (holo — BM?).

P. travancorica Brem. 1934, Feddes Repert. 37 : 81. — Paratypus: «India», Travancore, «Kew distrib. 1866—7, N 1486, R. Wight» (holo — K).

P. wightii Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 152. — Isotypi: «India orientalis, N 1480, R. Wight» (2 f.) (holo — K).

Petunga gracilis Korth. 1851, Nederl. Kruidk. Arch. 2, 2 : 173. — Syntypus: «Borneo», ad montem Prarawin et ad ripas fluminis Banjermassing, «Korthals».

Platymerium glomeratum Bartl. ex DC. 1830, Prodr. 4 : 619. — Isotypus: In ins. Luzon, Hb. Haenke «Presl, 1837» distribuit (holo — G).

Polysphaeria parvifolia Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 128. — Syntypus: «Zansibar, 9 XI 1873, N 1181, J. M. Hildebrandt».

P. schweinfurthii Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 128. — Syntypus: Nile Land, «Bongo Land, am Backe May, 20. Nov. 1869, N 2697, G. Schweinfurth».

Posoqueria trinitatis DC. 1830. Prodr. 4 : 375. — Isotypus: «In ins. Trinitatis», in 1826, «N 215, Sieber» (holo — G).

Randia accedens Hance, 1866, Ann. Sci. Nat. (Paris), Ser. 5, 5 : 218. — Isotypus: China, «in fruticetis prope Macao, Nov. 1865, N 10137, H. Hance» (holo — BM).

R. arborea Elmer, 1911, Leafl. Philipp. Bot. 3, 54 : 1005. — Isotypus: «Philippine Islands, Distr. Davao, Todaya (Mt. Apo), Mindanao, June 1909, N 10978, A. Elmer» (holo — PNH).

R. beccariana Baill. 1879, Adansonia, 12 : 246. — Syntypus: «Borneo, N 3594, Beccari».

R. boliviana Rusby, 1907, Bull. New York Bot. Gard. 4, 14 : 368. — Syntypus: «Bolivia, N 1773, M. Bang».

R. canescens Greenm. 1899, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 34, 20 : 573. — Isotypus: «Mexico, State of Morelos, in Barrancas near Guernavaca, 28 May 1898, N 6863, C. Pringle» (holo — GH).

R. cladantha Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 62. — Syntypi: «Kamerun, bei Bipinde im Urwald» am Bijokaflusse, 14. Sept. 1897, bl. und fr., «N 1540, G. Zenker» (1 f.); ibid., 10. Juli 1898, bl., «N 1872, G. Zenker» (1 f.).

R. cumingiana Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp. : 179. — Isolectotypus: «Philippinae», prov. Albay, «N 1366, H. Cuming». (Lectotypus (Ridsdale, 1985 : 243) — L).

R. curtisii King et Gamble, 1904, Journ. As. Soc. Bengal, 72, 2, 4 : 207. — Syntypus: «Malay Peninsula, Perak, Aug. 1884, N 6507, King's Collector».

R. depauperata Drake, 1895, Journ. Bot. (Paris), 9 : 217. — Syntypus: «Tonkin, environs de Tu-Phap, 1.05.1887, N 2667, B. Balansa».

R. evenosa Hutch, 1916, Publ. Arn. Arbor. 4, 2 : 400. — Isotypus: «China, Yunnan, Mengtze, woods, N 10363A, A. Henry» (holo — A); paratypus: ibid., «N 10 363, A. Henry».

R. forbesii King et Gamble, 1904, Journ. As. Soc. Bengal, 72, 2, 4 : 207. — Syntypus: «Sumatra, Penanggoengan, Lampongs, in 1881—82, N 1659, H. Forbes».

R. formosa (Jacq.) Schumann var. *nitida* Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 343. — Isotypus: «Ad flumina Gassuquiari, Vasiva et Pacimoni, in 1853—54, N 3211, R. Spruce» (holo — B).

R. griffithii Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 112. — Syntypus: «East Bengal». Mamloo, «N 2800, Kew distrib. 1862—3, Griffith».

R. heterophylla Balf. f. 1877, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 16 : 14. — Isotypi: «Rodriguez», in locis seclusis insulae, «Aug.—Dec. 1874, J. Balfour» (2 f.) (holo — E).

R. ixorifolia Wernh. 1918, Journ. Bot. (London), 56 : 74. — Syntypus: «New Guinea, Sogere», fl., 22 Oct. 1885, «N 180, H. Forbes».

R. jasminiflora S. Moore, 1926, Journ. Bot. (London), 64, Suppl.: 50. — Isotypus: «Sumatra», Kotta Djawa, Lampongs, «in 1880, N 1371, H. Forbes» (holo — BM).

R. macrophylla R. Br. ex Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 114. — Syntypus: Penang in Wall. list 8304C.

R. micrantha Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 438. — Isotypus: «Gabon, in ditione Munda, Sibange-Farm, 23. Jan. 1881, fr., N 185, H. Soyaux» (holo — B).

R. microphylla Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 64. — Isotypus: Delagoa-Bai, «Lourenço-Marques», im Gebüsch, bl., «7. Dec. 1897, N 11637, R. Schlechter» (holo — B).

R. nigrescens Griseb. 1866, Cat. Pl. Cub.: 123. — Isotypus: «Cuba occidentalis, in 1860—64, N 2659, C. Wright» (holo — GH).

R. nigricans Schlecht. 1906, Bot. Jahrb. 39, 2 : 258. — Isotypus: «Neo-Caledonia, Nord-Bezirk, in den Wäldern der Berge bei Oubatche, 23. Dec. 1902, N 15546, R. Schlechter» (holo — B).

R. ochroleuca Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 438. — Syntypus: «Kamerun», bei der «Yaúnde»-Station im Urwald auf Laterit an lichten Stellen, bl., in Jahren «1890—94, N 248, G. Zenker und A. Staudt».

R. oxyodontha Drake, 1895, Journ. Bot. (Paris), 9, 12 : 218. — Syntypi: «Tonkin, collines boisées à l'Est de Bat-Bac, en 1888, N 2643, B. Balansa» (1 f.); «Tonkin, Tu-Phap, dans les bois, Dec. 1899, N 2644, B. Balansa» (1 f.).

R. physophylla Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 64. — Syntypus: «Kamerun, Bipinde im Urwald», 28. Febr. «1898, N 1702, G. Zenker».

R. pringlei A. Gray, 1886, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 21 : 379. — Isotypus: «Mexico», S. W. «Coahuila», in cañonis of the «mountains» near «Jimulco, 27 Apr. 1885, N 142, C. Pringle» (holo — GH?).

R. rhacodosepala Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 440. — Isotypus: «Kamerun», im Urwald bei der «Yaúnde»-Station auf Laterit, «N 201, G. Zenker und A. Staudt» (holo — B).

R. rudis E. Mey. ex Harvey, 1859, Thes. Cap. 1 : 22. — Syntypi: «Between Hoffman's Kloof and Driefontein, in 1838, Drège» (2 f.); sine loco, sub nom. «Heinsia capensis Buek» (1 f.); «Port Natal, N 117, Gueinzius» (1 f.).

R. stolzii Schumann et K. Krause, 1907, Bot. Jahrb. 39, 4 : 526. — Isotypus: «Nordliches Nyassaland, Kondeland», bei Isujana auf feuchten Waldboden, 20. Nov. 1899, «N 87, A. Stolz» (holo — B).

R. streptocaulon Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 440. — Isotypus: «Kamerun», Lole im Gebüsch, «N 12, A. Staudt» (holo — B).

R. wrightiana Griseb. 1866, Cat. Pl. Cub.: 122. — Syntypus: «Cuba orientalis, in 1860—63, N 2660, C. Wright».

R. yunnanensis Hutch. 1916, Publ. Arn. Arbor, 4, 2 : 400. — Isotypus: «China, Yunnan, Szemao, mountains to south, 5000', N 11750, A. Henry» (holo — A); paratypi: ibid., «4500', N 11750A, A. Henry» (1 f.); ibid., «4000', N 11750B, A. Henry» (1 f.); ibid., «4000', N 11750D, A. Henry» (1 f.).

Rhabdostigma schlechteri Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 68. — Isotypus: Delagoa-Bai, südliches Ufer bei «Katembe» an schattigen Stellen, bl. und fr., 16. Sept. 1897 [«5 XII 1897»], «N 11605, R. Schlechter» (holo — B).

Rutidea albiflora Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 87. — Isotypus: «Kamerun, bei Bipinde», bl., 21 XII 1897, «N 1611, G. Zenker» (holo — B).

Schachtia dioica Karst. 1860, Linnaea, 30, 2 : 157. — Specimina auth.: Colombia, «Llano de St. Martin, H. Karsten» (2 f.).

Scyphostachys coffeoides Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 157. — Isotypus: «Ceylon», Ratnapoora District, «CP 2710, Thwaites» (holo — K).

S. pedunculatus Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl. 2 : 157. — Isotypus: «Ceylon», Pasdoon Corle, «ĈP 3423, Thwaites» (holo — K).

Sphinctanthus longiflorus Griseb. 1862, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. N.S. 8 : 503. — Isotypus: «Cuba» orientalis, in sylvis prope Monte Verde, «in 1860—64, N 1263, C. Wright» (holo — GH).

S. maculatus Spruce ex Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 356. — Isotypus: «Brasilia septentrionalis, secus Rio Negro, inter Barcellos et St. Isabel, Dec. 1851, N 1939, R. Spruce» (holo — B?).

S. microphyllus Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 354. — Syntypi: Brasilia, Mato Grosso, «in umbrosis humidis tempore pluviozo inundatis prope Gujabá, Oct. 1824, N 1201, L. Riedel» (1 f.); ibid., «in inundatis prope Cuyabá, Apr. 1827, N 942, L. Riedel» (1 f.).

Stachyarrhena penduliflora Schumann, 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 370. — Holotypus: Brasilia, prov. Para, «in himidis prope Santarem, Nov. 1828, N 1574, L. Riedel» (cum isotypo).

Stylocoryna monosperma Wight et Arn. 1834, Prodr. Fl. Ind. Orient. 1 : 401. — Isotypus: «Peninsula Indiae Orientalis, N 1284, R. Wright» (holo — K).

S. pubescens Bartl. ex DC. 1930, Prodr. 4 : 377. — Isotypus: «Luzon», Hb. Haenke «Presl, 1837» distribuit (holo — G).

S. subsessilis A. Gray, 1858, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. N. S. 6 : 394 (n. v.). — Specimina auth.: «Bonin islands, in 1835—56, N 114, C. Wright» (1 f.); «Bonin, Portels» (1 f.).

Tarenna hamelliblasta Wernh. 1918, Journ. Bot. (London), 56 : 73. — Syntypus: «New Guinea, Sogeri Region», Mt. Woriwori, «in 1885—6, N 728, H. Forbes».

T. pubinervis Hutch. 1916, Publ. Arn. Arbor. 4, 2 : 411. — Isotypus: «China, Yunnan, Feng-chen-lin Mts., south of Red River, forests, N 10678, A. Henry» (holo — A).

T. sylvestris Hutch. 1916, Publ. Arn. Arbor, 4, 2 : 411. — Isotypus: «China, Yunnan, Mengtze woods, N 10006A, A. Henry» (holo — A); paratypus: ibid., «N 10006, A. Henry».

T. winkleri Val. 1912, Bot. Jahrb. 48, 1-2 : 112. — Syntypus: «Borneo, Ragiato di Sarawak, in 1865, N 193, O. Beccari».

Tocoyena foetida Poepp. 1835, Nov. Gen. Sp. Pl. 3 : 25, tab. 129. — Isotypi: «Amazonas», prope Ega ad insulam Teffe hieme inundatam, «N 2861, Pöppig» (2 f.) (holo — W).

Tricalysia djurensis Schweinf. ex Hiern, 1877, in Fl. Trop. Afr. 3 : 123. — Syntypi: Nile Land, «Djur-land, Seriba Ghattas, Buschwald, 14. Sept. 1869, N 2399, G. Schweinfurth» (1 f.); «Djur-land, Seriba Kurschuk Ali, 15. Apr. 1871, Ser. II, N 12, G. Schweinfurth» (1 f.).

T. macrophylla Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 66. — Syntypus: «Kamerun, im Urwald bei Bipinde, bl., 15. Oct. 1897, N 1569, G. Zenker».

T. mucronulata Schumann, 1901, Bot. Jahrb. 30, 3-4 : 413. — Isotypus: Oberes «Kondeland», Landschaft Umalia, auf dem Ussengu-Berg, im Wald, 23. Oct. 1899, «N 1365, W. Goetze» (holo — B).

T. negrosensis Elmer, 1908, Leafl. Philipp. Bot. 2, 24 : 518. — Isotypus: «Philippines, prov. of Negros Oriental, Cuernos Mountains, Dumaguete, March 1908, N 9685, A. Elmer» (holo — PNH).

T. soyauxii Schumann, 1896, Bot. Jahrb. 23, 2 : 448. — Isotypus: «Gabungebiet, bei der Sibangefarm, 12 XII 1879, N 69, H. Soyaux» (holo — B).

T. subsessilis Schumann, 1899, Bot. Jahrb. 28, 1 : 66. — Isotypus: «Kamerun», Station Lolodorf im Urwald auf humösen, schattigen, feuchten Boden, bl., 16. Aug. 1896, «N 422, A. Staudt» (holo — B).

Villaria littoralis Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp.: 180. — Isotypi: «Insulae Philippinae», prov. Albay, Luzon, in 1841, «N 874, H. Cuming» (2 f.) (holo — PNH?).

V. rolfei Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp.: 180. — Isotypi: «Insulae Philippinae», prov. Albay, «Luzon, in 1841, N 1271, H. Cuming» (2 f.) (holo — PNH?).

Webera auriculata Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 537. — Isotypus: Penang in Wall. list 8402 (holo — K).

W. campaniflora Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 106. — Syntypus: Sillet, De Silva in Wall. list 8401K.

W. cumingiana Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp.: 178. — Syntypi: «Insulae Philippinae», prov. «Albay, N 865, H. Cuming» (2 f.).

W. cymosa Willd. 1801, Sp. Pl. ed. 5, 1 : 1224. — Isotypi (?): sine loco, Hb. «Heyne» (1 f.); «India orientalis» (1 f.).

W. disperma Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 102. — Syntypus: «East Bengal, Kew distrib. 1861—62, N 2786/2, Griffith».

W. grandifolia Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 105. — Syntypus: «Malaya, Kew distrib. 1871, N 854, A. Maingay».

W. lucens Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 106. — Syntypi: «India orientalis, Mont. Nilagiri, prope Avalanche, N 1374, ed. R. Hohenacker» (2 f.).

W. luzoniensis Vidal, 1885, Phan. Cuming. Philipp. : 179. — Syntypi: «Philippinae, Luzon, N 1323, H. Cuming» (2 f.).

W. mollis Wall. ex Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 104. — Syntypus: «Malaya, Kew distrib. 1871, N 894, A. Maingay».

Zuccarinia macrophylla Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 16 : 1007. — Isotypus: In sylvis montosis Javae occidentalis [«Java»], Blume (holo — L).

Автор благодарен Н. Н. Имханицкой за критические замечания при подготовке статьи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса и Академии естественных наук России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). I. Подсемейства *Cinchonoideae*, *Ixoroideae* и *Antirheoideae*; II. Подсемейство *Rubioideae*; III. Подсемейство *Rubioideae*. (Окончание) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 1—14; № 3. С. 18—27; № 4. С. 26—35.

Bremekamp C. E. B. A monograph of the genus *Pavetta* L. // Feddes Repert. 1934. Vol. 37. N 1—13. P. 1—208.

Bridson D. M. Genera *Oxyanthus* DC., *Tarenna* Gaertn., *Pavetta* L. // Ed. by R. M. Polhill. Flora of Tropical East Africa. *Rubiaceae*. P. 2. Rotterdam, 1988. P. 526—538, 584—603, 619—686.

Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum huc usque cognitarum, juxta methodi naturalis nonnas digesta. Pars 4. Parisiis, 1830. 683 p.

Hochreutiner B. P. G. Critical notes on new or little known species in the Herbarium of the New York Botanical Garden // Bull. New York Bot. Gard. 1910. Vol. 6. N 21. P. 262— 299.

Index of collectors in the Edinburgh Herbarium // Ed. by I. C. Hedge, J. M. Lamond. Edinburgh. 1970. 147 p.

International code of botanical nomenclature (Tokyo code). Adopted by the Fifteenth internati-

onal botanical congress, Yokohama, August—September 1993 // Regn. Veg. 1994. Vol. 131. P. 1—389.

Majumdar N. C., Banerjee R. N. A note on the citation of a Wallichian specimen / Bull. Nat. Plant. Belg. 1976. Vol. 46. N 3—4. P. 415—417.

Müller «Argoviensis» *J. Rubiaceae*. Tribus *Retiniphylleae, Guettardeae, Chiococceae, Ixoreae, Coussareae, Psychotrieae* // Ed. by C. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii, 1881. Vol. VI. Pars V. P. 1—470. Tab. 1—67.

Ridsdale C. E. The genus *Fagerlingia* (*Rubiaceae*) in the Philippines // Blumea. 1985. Vol. 31. P. 239—244.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae* // Opera Bot. Belg. 1988. Vol. 1. P. 1—272.

Schumann C. Rubiaceae. Tribus *Paederiae, Spermacoceae, Stellatae, Naucleae, Henriquezieae, Cinchoneae, Rondeletiae, Condamineae, Hedyotideae, Mussaendeae, Catesbaeeae, Hamelieae, Gardenieae* // Ed. by C. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii. 1888—1899. Vol. VI. Pars VI. P. 1—412. Tab. 68—151.

Standley P. C. The *Rubiaceae* of Colombia // Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Bot. Ser.). 1930. Vol. 7. N 1. P. 1—176.

Standley P. C. The *Rubiaceae* of Equador // Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Bot. Ser.). 1931a. Vol. 7. N 2. P. 177—252.

Standley P. C. The *Rubiaceae* of Bolivia // Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Bot. Ser.). 1931b. Vol. 7. N 3. P. 253—340.

Standley P. C. The *Rubiaceae* of Venezuela // Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Bot. Ser.). 1931c. Vol. 7. N 4. P. 341—486.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 IV 1994

SUMMARY

In the first part of the type specimen list an information on 239 taxa from the subfamily *Ixoroideae* (*Rubiaceae*) in LE is given. The status of the type specimens, herbarium labels and protologues are indicated.

УДК 581.3 : 582.6/.9

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© С. О. Гусейнова

О СЕМЕННОМ РАЗМНОЖЕНИИ И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАНГЕ *BUXUS HYRCANA* (*BUXACEAE*)

S. O. GUSEINOVA. ON THE SEED REPRODUCTION AND THE TAXONOMIC RANK OF *BUXUS HYRCANA* (*BUXACEAE*)

У *Buxus hyrcana* — вечнозеленого древесного третичного реликта, включенного в «Красную книгу Азербайджанской Республики», изучены развития почек, цветков, строение и развитие репродуктивных органов, эмбриологические процессы, морфология семян и др. Результаты исследования дают основание присоединиться к мнению авторов, считающих *B. hyrcana* географической расой на Кавказе широко распространенного в Средиземноморье полиморфного вида *B. sempervirens*, а не самостоятельным видом, поскольку, несмотря на эколого-географическую изолированность популяций *B. hyrcana* в Гирканских лесах, его четкой морфологической обособленности от *B. sempervirens* и репродуктивной изолированности не наблюдается. Высказаны суждения о путях эволюции процесса семенного размножения в роде *Buxus*.

Самшит гирканский *Buxus hyrcana* Pojark. — вечнозеленый древесный третичный реликт, имеющий узколокальное местообитание — Гирканские леса в Ленкоранском районе Азербайджанской Республики (возможно, встречается и на приграничной территории Ирана).

Как самостоятельный вид *B. hyrcana* впервые был выделен А. И. Поярковой (1949) из полиморфного вида *B. sempervirens* L. (самшита вечнозеленого) одновременно с *B. colchica* Pojark., эндемичным для Колхиды. Названные флористические

центры на Кавказе — Колхида в западной части и Гирканика в восточной — и обусловливают в основном известную оригинальность флоры региона. Именно в этих рефугиумах частично сохранилась и дошла до наших дней флора, широко представленная на всем Кавказском перешейке в третичный период (50—60 млн лет назад). Параллельные виды этих исторически сложившихся очагов древней растительности описывались и в других родах, например в *Ruscus* L. (*R. hyrcanus* Woronow и *R. colchicus* P. F. Yeo), *Ficus* L. (*F. hyrcana* Grossh. и *F. colchica* Grossh.) и др.

Знаток флоры Кавказа А. А. Гроссгейм (1936, 1940) описал популяции самшита в Ленкоранском районе Азербайджана как *B. sempervirens*. А. А. Колаковский (1980) рассматривал *B. hyrcana* и *B. colchica* как эндемичные на Кавказе мелкие виды, возникшие в процессе эволюции и географической изоляции от широко распространенного в Средиземноморье самшита вечнозеленого. Согласно работе А. Л. Тахтаджяна (1981), *B. hyrcana* и *B. colchica* — эндемичные на Кавказе расы самшита вечнозеленого.

Цель работы — более углубленное биоморфологическое исследование самшита гирканского для уточнения его систематического статуса. Параллельно изучали вопросы биологии у самшита вечнозеленого, эмбриологически ранее исследованного Т. Н. Наумовой (1981а).

Особенности развития в процессе онтогенеза, а также строения и функционирования репродуктивных органов исследуемых таксонов представляют интерес не только для решения спорных вопросов систематики и таксономии, но и для понимания путей адаптации генеративных структур и системы семенного размножения в процессе эволюции у этих древних представителей флоры, сохранившихся до наших дней. Полученные данные могут быть использованы также при научном обосновании методов охраны, более успешного разведения и интродукции самшитов, включенных в «красные книги» (Красная книга, 1975; Красная книга Азербайджанской Республики, 1989).

Материал и методика

Материалом для морфологических и эмбриологических исследований служили взрослые растения *B. hyrcana* и *B. sempervirens*, интродуцированные в 60-е годы в Ботаническом саду Института ботаники Академии наук Азербайджанской Республики (Апшеронский п-ов, г. Баку): первый — из естественного местообитания, второй — из Никитского ботанического сада (г. Ялта). Морфологический анализ почек проводили с помощью стереоскопического микроскопа МБС-9 ежемесячно (в отдельные периоды развития — чаще) в течение 3 лет.

Для приготовления постоянных препаратов использовали общепринятую методику цитологических исследований (Паушева, 1974). Почки, молодые соцветия, части цветка и семена фиксировали в жидкости Карнуа (6 : 3 : 1). Препараты окрашивали гематоксилином по Гайденгайну. Фертильность пыльцы изучали путем окрашивания ацетокармином, жизнеспособность — методом проращивания в висячей капле 10—15 %-го раствора сахарозы. Для изучения спермиогенеза проросшие в 10 %-м растворе сахарозы пыльцевые зерна окрашивали ацетокармином. Морфологию пыльцы изучали как на препаратах, окрашенных фуксином, так и на микрофотографиях, выполненных на сканирующем микроскопе (СЭМ). Постоянные препараты исследовали под световым микроскопом (СМ) МБИ-3. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4. Полученные сведения о развитии почек, цветков, об эмбриологических процессах *B. hyrcana* сводили на информационную карту с цифровыми данными и схематическими рисунками, где отражено микроскопическое состояние изученных структур (рис. 1). Подобные информационные карты представляют практический и научный интерес при работе с охраняемыми видами. Для некоторых раритетных видов информационные карты составлялись нами в форме циклических схем в виде витка спирали (Капинос и др., 1985).

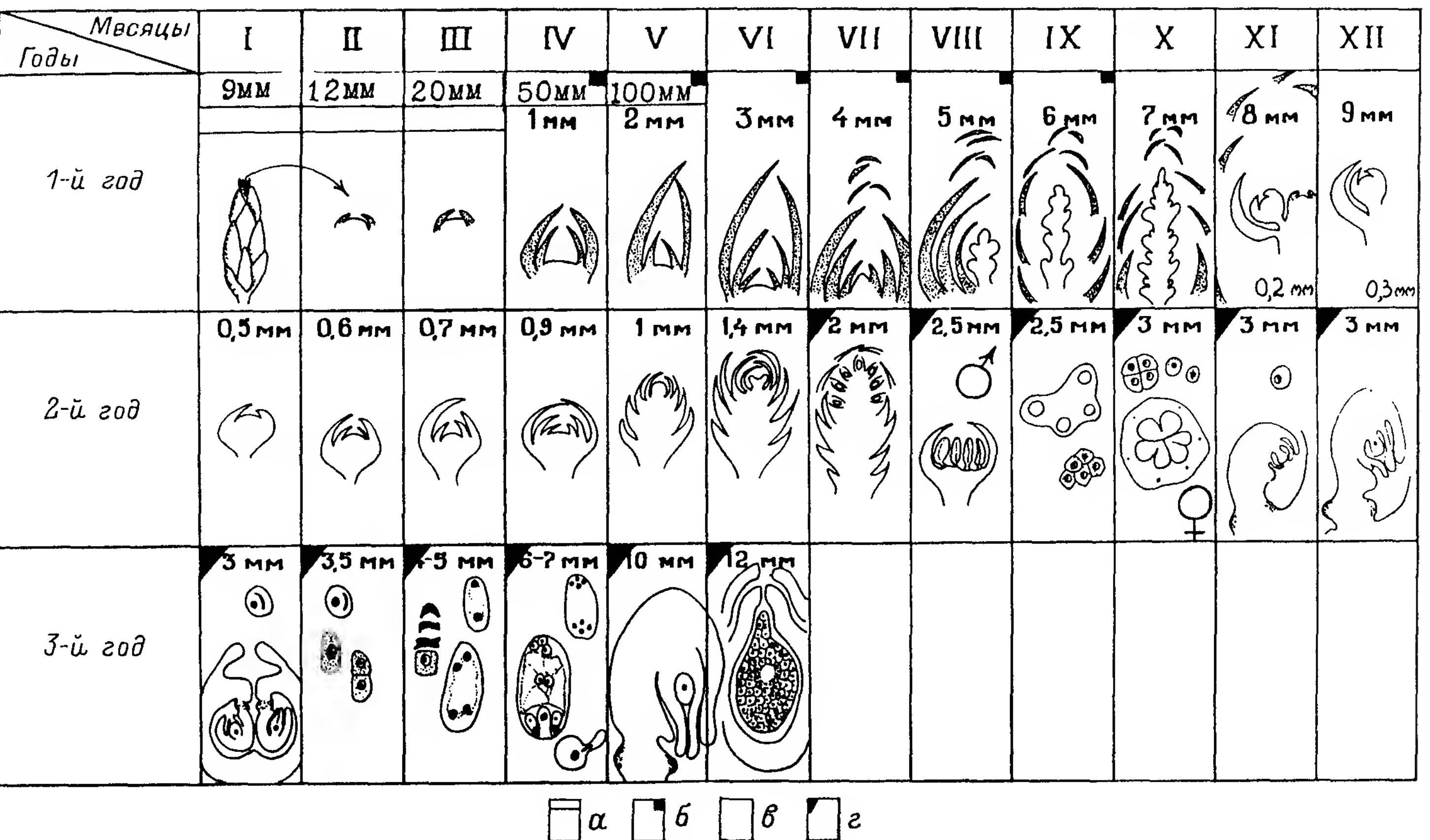


Рис. 1. Морфогенез почек *Buxus hyrcana* (1981—1983 гг.) (схема).

а — начало роста побега (побег 9—20 мм выс.); *б* — усиление роста побега и формирование верхушечных почек (побег 50—100 мм выс., верхушечные почки 1—6 до 9 мм выс.); *в* — формирование пазушных почек (пазушные почки 0.2—1.4 мм выс.); *г* — развитие генеративных органов (цветочные почки, соцветия 2—12 мм в диам.).

Результаты исследования и их обсуждение

Морфогенез почек и цветков *B. hyrcana* и *B. sempervirens* прослежен с момента заложения их в виде меристематических бугорков до созревания семени на фоне макро- и микрофенологии в условиях Апшеронского п-ова. Оказалось, что весь цикл развития от бугорка почки до созревания семян длится не менее 30 мес (рис. 1).

У исследованных видов формируются почки двух типов — вегетативные (в основном терминальные, а также пазушные) и генеративные (только пазушные).

В верхней части побега текущего года у обоих видов самшитов вегетативная почка начинает формироваться в конце мая после завершения растениями цветения (в апреле) и роста побегов (в мае). В это время она состоит из конуса нарастания и 2 пар кроющих чешуй (рис. 1, *б*, IV, V); высота почки всего 2 мм у *B. hyrcana* и 4 мм у *B. sempervirens*. За летние месяцы образуются 6 пар кроющих чешуй. Почка конусовидная. В конце августа—начале сентября под прикрытием почечных чешуй начинают формироваться (рис. 1, *б*, IX) зачаточные листья, в пазухе которых в октябре уже закладываются бугорки новых почек (почки в почках) (рис. 1, *в*, X). В это время высота терминальной почки всего 5—6 мм у *B. hyrcana* и 7—8 мм у *B. sempervirens*; весной ее размеры достигнут соответственно 10 и 12 мм. В конце мая длина побегов текущего года, образовавшихся из этих почек, 5—10 см у *B. hyrcana* (рис. 1, *а*, V) и 10—20 см у *B. sempervirens*. Листья супротивные, кожистые, с цельными краями, их до 5—7 пар. В новой молодой верхушечной почке этих побегов снова повторится описанный цикл развития. При внимательном осмотре можно определить возраст побега и отдельных его участков по высохшим, но сохраняющимся на границе годичных приростов остаткам кроющих чешуй бывших верхушечных почек. Развитие последних каждую весну приводит к образованию нового, более молодого участка побега.

Пазушные почки у основания молодых листьев побега текущего года (появившиеся еще в октябре предыдущего года внутри материнской почки) за зимние и весенние месяцы не претерпевают каких-либо заметных изменений, если не считать образования 1—2 чешуй и увеличения размеров от невидимых простым глазом до 1—2 мм выс. в мае месяце (рис. 1, *в*, X—XII; I—VI). В начале лета наблюдается их активное развитие. Частично пазушные почки (в основном почки верхних молодых листьев побега) остаются спящими. У *B. hyrcana* спящие почки развиваются в боковые побеги (реже — в соцветия) постепенно, в течение следующих 3—4, иногда 5 лет, а у *B. sempervirens* — всего за 1—2 года, т. е. почти вдвое интенсивнее. Отсюда и верно подмеченная Поярковой большая разветвленность растений *B. sempervirens* по сравнению с *B. hyrcana*. Менее разветвленный габитус у *B. hyrcana*, более мелкие размеры его листьев по сравнению с *B. sempervirens* (соответственно 24—35 мм дл., 10—14 мм шир. и 35—48 мм дл., 14—19 шир.), а также эколого-географическая изолированность были положены Поярковой в основу выделения его в самостоятельный вид. Других признаков, по которым бы он более четко отличался как самостоятельный вид от *B. sempervirens*, автор не приводит.

Органогенез в пазушных почках (как на побеге текущего года, так и в вышедших из состояния покоя почках в пазухе 2—4-летних листьев) происходит следующим образом. С конца весны до середины лета наблюдается образование новых пар кроющих чешуй (до 6—8) и увеличение размеров почки до 3—4 мм в диам.; в конце июля (после созревания плодов от весеннего цветения) под прикрытием почечных чешуй начинается дифференциация цветков и соцветий (подготовка к цветению весной следующего года). Соцветие — головка — состоит из центрального женского и 6—9 периферических мужских цветков; как в женском, так и в мужских цветках имеются рудименты противоположного пола. Цветки простые, 4-членные, мелкие, невзрачные. Диаметр соцветия на стадии раскрытых цветков не более 1 см. Бугорки тычинок в мужских цветках появляются в середине августа. К концу октября в каждом из 4 гнезд пыльников наблюдается многоклеточный археспорий. Образующиеся по симультанному типу тетрады микроспор к концу октября распадаются на 1-клеточ-

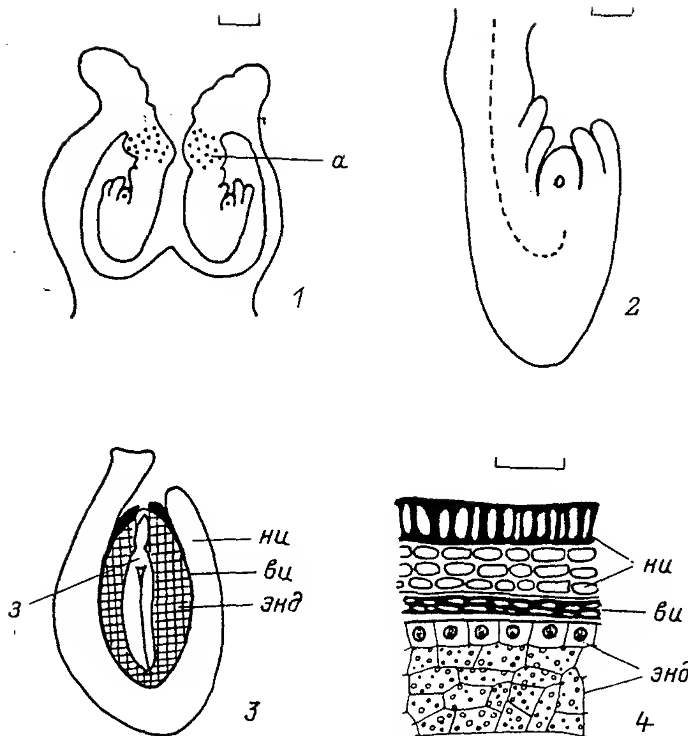


Рис. 2. Детали строения семязачатков и семени *Buxus hyrcana* (СМ) (схема).

1 — положение семязачатков в завязи; ариллус семязачатков в завязи; *2* — зрелый семязачаток; *3* — продольный срез семени; *4* — строение семенной кожуры зрелого семени и эндосперма. *а* — ариллус, *ви* — внутренний интегумент, *з* — зародыш, *ни* — наружный интегумент, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: 1, 2, 4 — 100 мкм.

ные микроспоры, которые зимуют и продолжают развитие только в конце февраля. Строение и развитие стенки пыльника *B. hyrcana* типичны для представителей сем. *Buxaceae* (Orr, 1923; Wiger, 1930, 1935, 1936; Наумова, 1980, 1981а, б; Naumova, 1993, и др.). Стенка молодого пыльника состоит из эпидермиса, эндотеция, 1—2 рядов среднего слоя и секреторного тапетума. В начале ноября (на стадии распадающихся тетрад в пыльниках) в женских цветках *B. hyrcana* появляются бугорки семязачатков — по 2 в каждой из 3 гнезд верхней завязи. Столбик сидячий, рыльце трехлопастное. В конце ноября в семязачатках закладывается единственная археспориальная клетка. У *B. sempervirens* наблюдается многоклеточный археспорий (Наумова, 1981б). Стадия археспория самая продолжительная при формировании женской сферы обоих самшитов. Только через 3—4 мес, в начале февраля—середине марта, археспориальная клетка претерпевает мейотическое деление и на нижней мегаспоре тетрады по Polygonum-типу начинает формироваться женский гаметофит (рис. 1, *г*, II—IV).

Следует заметить, что пролонгированность отдельных стадий при развитии генеративных органов и функционировании системы семенного размножения мы наблюдали и при изучении других реликтов (Гусейнова, 1990; Guseinova, Achundova, 1990; Guseinova, 1995).

Зародышевый мешок у *B. hyrcana* 8-ядерный, 7-клеточный, полярные ядра сливаются перед оплодотворением. Зрелые семязачатки висячие, двупокровные, анатропные, крассинуцеллятные, с ариллусом вокруг фуникулюса (рис. 2, *1*, *2*). Ариллусы всех семязачатков расположены у самого входа в полость завязи, что способствует, по-видимому, лучшему передвижению пыльцевых трубок к микропиле. Пыльцевые

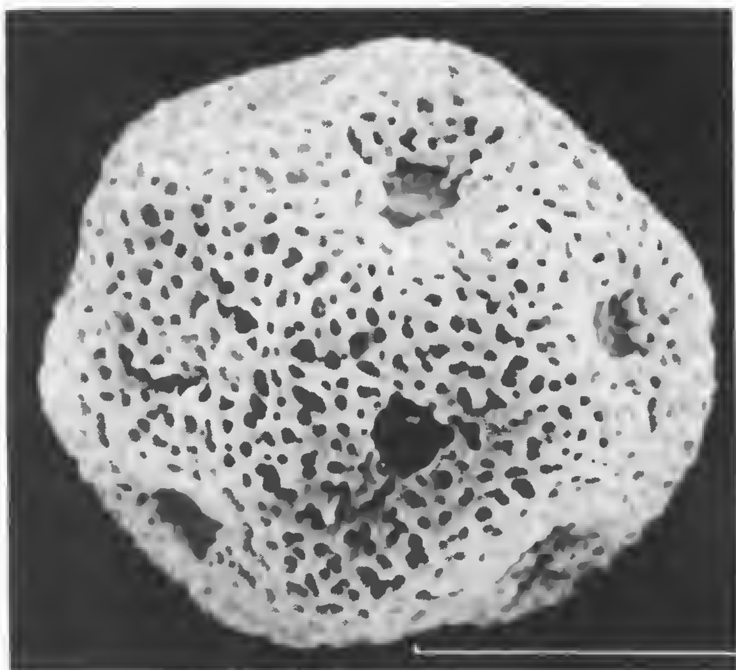


Рис. 3. *Buxus hyrcana.*

Общий вид пыльцевого зерна. Масштабная линейка — 45 мкм.

зерна у обоих самшитов созревают раньше зародышевых мешков на Пыльники растрескиваются в начале апреля. Процент стерильных пыльц довольно высокий (15—20 %). У обоих исследованных самшитов размеры зерен сильно варьируют (от 27 до 37 мкм в диам.). Средние размеры пыльц у *B. hyrcana* 31, у *B. sempervirens* — 33 мкм в диам. Пыльцевые зерна рассеянно-многопоровые, экзина сетчатая, без каких-либо скульптурны ний. Спородерма мелкоячеистая, сетка, образующая ячейки, имеет выпукл ность (рис. 3). Прорастание пыльцевых зерен начиналось через 1 ч посл составляло 17 % через 1 сут и 40 % через 36 ч; при этом пыльцевые тру 10 раз длиннее диаметра пыльцевого зерна. Наиболее благоприятными 10—15 %-е концентрации сахарозы (испытывались 5—30 %-е растворь хранившаяся в эксикаторе в комнатных условиях в течение 7 дней, лучше в 30 %-м растворе сахарозы, образуя при этом пыльцевые трубки, превышающие диаметр пыльцевого зерна. Спермиогенез происходит в зерне перед выходом спермиев в пыльцевую трубку. Цветение самшитов г и вечнозеленого в зависимости от погодных условий приходится на 1- неделю апреля и продолжается около 3 недель. После опыления зародыш ется в течение 2—2.5 мес. У *B. hyrcana* зародышевые мешки в некоторых ках начинают дегенерировать на 8-ядерной стадии. Часть нормально зародышевых мешков в условиях интродукции не оплодотворяется, по вследствие отсутствия опыления. У таких семязачатков внутренний сильно вытягивается, извивается, как бы «блуждая» в области ариллуса, женский гаметофит долго (в течение 2—3 недель) не подвергается дест изменениям. В связи с отмеченными отклонениями семена частично ок щуплыми, а в некоторых морфологически выполненных семенах зародыш ет, т. е. у *B. hyrcana* имеет место ложносемянность. Партенокарпическо отмечалось в литературе и для *B. sempervirens* (Наумова, 1981а, б).

Зародыш в зрелом семени крупный, слегка изогнутый, занимает всю полость семени, располагаясь вдоль длинной оси; хорошо дифференцирован — имеет корешок, гипокотиль, почечку и семядоли (рис. 2, *3*). Эндосперм окружает его со всех сторон, состоит из тонкостенных клеток, заполненных питательными веществами — крахмалом и жирами. Клетки наружного слоя эндосперма таблитчатые, имеют хорошо выраженные ядра (рис. 2, *4*). Спермодерма самшитов вечнозеленого и гирканского описана А. П. Меликяном (1968). Семенная кожура 7—8-слойная, составлена обоими интегументами. Плотный наружный покров семени является производным наружного интегумента. Стенки клеток его наружного слоя сильно утолщаются, клетки интегументальной паренхимы имеют более тонкие стенки. Внутренний интегумент сминается, образуя почти бесструктурный под СМ слой (рис. 2, *4*). Семена яйцевидные, слегка трехгранные, 1—6 мм дл., 2—3 мм в диам., черные, глянцевые, поверхность гладкая. Имеется выраженное рафе. В зрелом семени наружный интегумент, разрастаясь, образует как бы «навес» над рубчиком и микропиле, расположенными рядом (рис. 2, *3*). Прорастание семени надземное, весеннее. Лучшие результаты (до 70 % всхожести) дает осенний посев семян.

Таким образом, в результате сравнительно-морфологических исследований *B. hyrcana* и *B. sempervirens*, проведенных на основании собственных и литературных данных, была выявлена почти полная идентичность у них морфогенеза почек, строения и развития цветков, мужского и женского гаметофитов, семени. Совпадение микро- и макрофенологии в условиях интродукции на Апшеронском п-ове, в том числе и единовременное цветение с одинаковой продолжительностью, не исключает возможности перекрестного опыления между ними.

Известно, что одним из критериев биологического вида является его репродуктивная изолированность (Лобашев, 1967; Грант, 1984, и др.). Дивергировавший, хорошо обособившийся вид не скрещивается с близкими видами. Следовательно, *B. hyrcana* как самостоятельный вид наряду с другими особенностями не должен также «узнавать» пыльцу самшита вечнозеленого при попадании ее на рыльце, т. е. не скрещиваться с видом, от которого дивергировал. Специальные, широко поставленные опыты для решения этого вопроса не проводились, однако обильное одноразовое опыление свежесобранной пыльцой самшита вечнозеленого всего 10 женских цветков *B. hyrcana* (с последующей изоляцией) привело к образованию семян, часть из которых (15 из 40) при препарировании оказалась полноценной, со сформированным зародышем, остальные или щуплые, или морфологически выполненные, но без зародыша.

Самшиты имеют широкую экологическую амплитуду, развиваются как в условиях сильно затененных лесов, так и на открытых, влажных, хорошо освещенных, обогреваемых солнцем местах. Известно, что широта ареала и неоднородность рельефа непосредственно способствуют процессу видообразования. Популяции самшита в Талыше — пример аллопатрического видообразования, т. е. видообразования, связанного с пространственной изоляцией. Географические расы в некоторых случаях могут рассматриваться как потенциальные виды (Лобашев, 1967), однако для реализации этих потенций и приобретения подвидом видового ранга требуется дальнейшая дивергенция, приводящая в конечном счете к нескрещиваемости, репродуктивной изоляции, чего пока не удается наблюдать у *B. hyrcana*. Некоторые количественные признаки, по которым *B. hyrcana* отличается от *B. sempervirens* (слабая разветвленность растения, более мелкие листья, меньший диаметр пыльцевого зерна, медленные темпы развития пазушных почек и др.), являются результатом длительного его пребывания в условиях изоляции в Гирканике и указывают на начавшуюся, но еще не завершенную дивергенцию. Следовательно, на основании анализа полученных нами результатов, а также литературных данных можно присоединиться к мнению авторов, считающих *B. hyrcana* географической расой *B. sempervirens* на Кавказе, а не самостоятельным видом.

На примере *Buxaceae* — небольшого по объему (не более 50 видов), древнего и в эмбриологическом отношении достаточно изученного таксона — интересно проследить эволюцию семенного размножения.

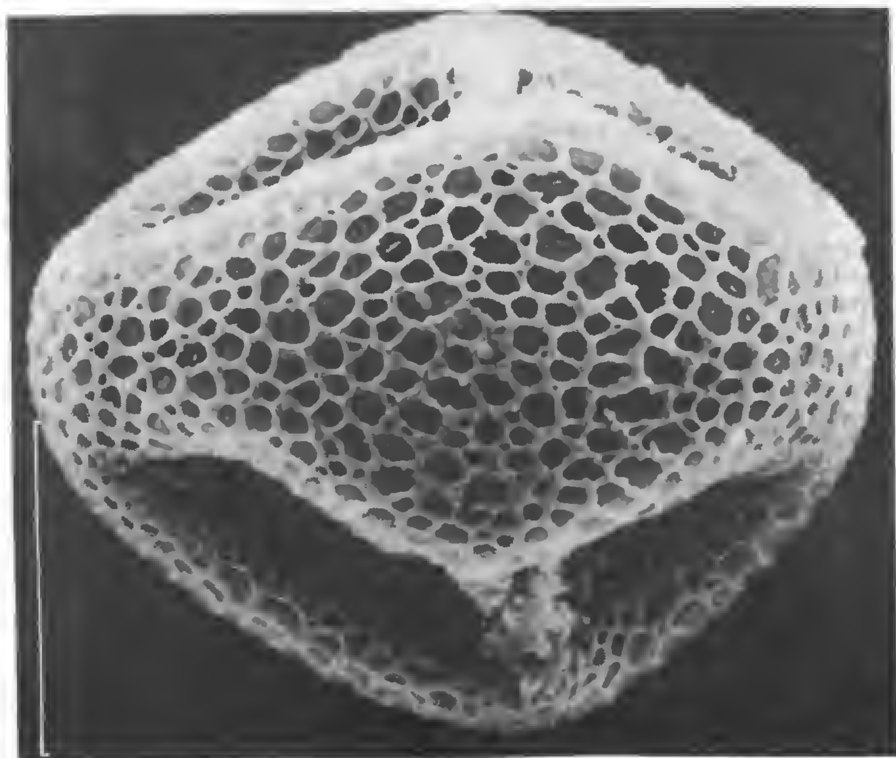


Рис. 4. *Parrotia persica.*

Меридианно-3-бороздно-оровое пыльцевое зерно (в поле зрения только 2 борозды). Масштабная линейка — 45 мкм.

Так, у видов рода *Buxus* — самого крупного в семействе — наблюдаются как половой процесс (двойное оплодотворение), так и адвентивная эмбриония (нуцеллярная). Например, по наблюдениям Наумовой (1981а, б), в неоплодотворенных семязачатках *B. sempervirens* отдельные клетки нуцеллуса ведут себя, как проэмбрио, выпячиваясь в полость зародышевого мешка. В эволюционном отношении ложносемянность, по всей вероятности, предшествовала адвентивной эмбрионии, т. е. эволюция процесса размножения в роде *Buxus* шла от амфимиксиса (двойное оплодотворение) через ложносемянность к апомиксису (адвентивной эмбрионии). У представителей моно- и олиготипных родов *Sarcococca* (3 вида), *Pachisandra* (3), *Stilaceras* (1), *Notobuxus* (1 вид) исследователями описаны различные формы адвентивной эмбрионии — интегументальная, нуцеллярная, даже плацентарная (Orr, 1923; Wiger, 1936; Наумова, 1980, 1981б; Naumova, 1993). Наиболее глубокие изменения в системе семенного размножения наблюдаются у видов родов *Sarcococca* и *Pachisandra*. Их пыльцевые зерна дегенерируют на стадии материнских клеток микроспор, т. е. фактически не образуются, и имеет место облигатная форма апомиксиса. Некоторые авторы сомневаются в реальности существования в природе облигатных апомиктов (Левина, 1981). Представители моно- и олиготипных родов семейства самшитовых имеют узколокальный ареал, несомненно, вследствие недостаточной пластичности системы семенного размножения. Апомиктичный способ размножения помогает им выжить, но широко расселиться они не в состоянии. Возможно, некоторые из них могут размножаться и вегетативно, но, как явствует из репродуктивной биологии «стратегии жизни», это далеко не процветающие роды семейства. В стрессовых ситуациях (оледенение, аридизация и др.) смогли выжить только виды с гибкой системой семенного воспроизведения, у которых сочетаются половой и апомиктич-

Семенная продуктивность *Buxus hyrcana* при различных вариантах опыления (в условиях интродукции на Апшероне, Баку, 17 IV 1992)

№ п/п	Вариант опыта	Количество опыленных женских цветков	Количество образовавшихся семян		Число полноценных семян, % от общего количества образовавшихся	Соотношение образовавшихся семян в контроле и опыте, %	
			всего	полноценных		всего	полноценных
1	Свободное опыление (контроль)	15	55	35	63.6	100	100
2	Дополнительное опыление свежесобранной пыльцой	15	70	42	60	127.3	120

ный (при неблагоприятных условиях опыления) способы размножения; чем успешнее это происходило, тем лучше возобновлялись популяции, несущие эти признаки. Эволюционный успех больше, чем другим родам семейства, сопутствовал роду *Buxus*, который и является на сегодняшний день самым крупным в семействе самшитовых.

На основании полученных данных можно высказать некоторые соображения по поводу давно обсуждаемого в литературе систематического положения самшитовых. В «Системе магнолиофитов» Тахтаджян (1987) поместил самшитовые как порядок *Buxales*, впервые возведенный в этот ранг чешским систематиком F. Novak (1961), в надпорядке *Hamamelididanae* (гамамелидидовых). Это положение таксона, на наш взгляд, требует уточнения, так как рассеянно-пористый тип пыльцевого зерна самшитов стоит особняком среди 3-бороздных и 3-бороздно-оровых пыльцевых зерен гамамелидидовых. Отличается также и характер ячеистости экзины при изучении под СЭМ. У представителей самшитовых экзина мелкоячеистая, поверхность сетки, образующая ячейки, выпуклая (рис. 3); у *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (сем. *Hamamelidaceae*) ячеистость экзины более крупная, очертания ячеек скорее многоугольные, чем округлые, поверхность гладкая (рис. 4). Некоторые особенности семязачатков (наличие ариллуса у самшитов и отсутствие у гамамелисовых и др.) также указывают на необходимость уточнения положения самшитовых в системе цветковых, что можно будет с достаточной достоверностью сделать после накопления новых данных о биологии и структурной морфологии самшита.

В условиях интродукции при дополнительном опылении цветков свежесобранной пыльцой с соцветий того же куста и с других растений популяции увеличилась общая продуктивность семян *Buxus hyrcana* на 27.3 %, а количество полноценных семян — на 20 % по сравнению с контролем. Однако при свободном опылении доля полноценных семян от общего количества образовавшихся оказалась несколько больше (63.6 %), чем при дополнительном опылении (60 %) (см. таблицу).

Заключение

Несмотря на эколого-географическую изолированность популяций *B. hyrcana* в Гирканике (Талышские горы, юго-восточная часть Кавказского перешейка), о дивергенции его до статуса самостоятельного вида вряд ли можно говорить утвердительно, так как не наблюдается четкой морфологической обособленности и репродуктивной изолированности *B. hyrcana* от *B. sempervirens*. Это дает основание поддержать мнение авторов, считающих *B. hyrcana* эндемичной на Кавказе расой *B. sempervirens*, а не самостоятельным видом.

Более медленные темпы развития пазушных почек у *B. hyrcana* по сравнению с таковыми у *B. sempervirens* (и некоторые другие количественные морфологические

признаки) можно рассматривать как результат экологической специализации его в условиях изоляции в Талыше.

Для увеличения семенной продуктивности рекомендуется дополнительное опыление свежесобранной пыльцой.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса, а также Фонда «Культурная инициатива» совместно с Российской академией естественных наук (стипендия 1992—1993 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. 240 с.

Гроссгейм А. А. Реликты восточного Закавказья. Баку, 1940. 48 с.

Гусейнова С. О. О биологии цветения и эмбриональных структурах *Parrotia persica* (*Hamamelidaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 49—56.

Капинос Г. Е., *Гусейнова С. О.*, *Ахундова Е. С.*, *Ибадов О. В.* Морфогенез луковиц тюльпана из природной флоры Азербайджана // Бюл. ГБС. 1985. Вып. 137. С. 72—79.

Колаковский А. А. Обработка рода *Buxus* L. // Флора Абхазии. Тбилиси, 1980. Т. 1. С. 122—123.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 205 с.

Красная книга Азербайджанской Республики. Баку, 1989. 544 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология покрытосемянных растений. М., 1981. 140 с.

Лобашев М. Е. Генетика. Л., 1967. 627 с.

Меликян А. П. Положение семейств *Buxaceae* и *Simmondsiaceae* в системе // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1043—1047.

Наумова Т. Н. Семяпочка, макроспорогенез, микро- и макрогаметогенез у *Sarcococca humulis* Hort. (*Buxaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 230—239.

Наумова Т. Н. К эмбриологии представителей семейства *Buxaceae* // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 8. С. 1135—1145.

Наумова Т. Н. Семейство *Buxaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых (*Winteraceae—Juglandaceae*). Л., 1981б. С. 176—181.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 287 с.

Пояркова А. И. Род *Buxus* L. // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 14. С. 504—511.

Тахтаджян А. Л. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 240 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Guseinova S. Biological principles of *Ficus carica* L. (*Moraceae*) fruiting two times a jear // Abstr. Plant life of Soutwest Asia simp. Türkiye, Ismir, 1995. P. 165—166.

Gusejnova S. O., *Achundova Q. S.* On the reproductive situation relict — *Alnus subcordata* C. A. Mey. // Abstr. 11 Int. simp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. S. 56.

Nautova T. N. Apomixis in angiosperms nucellar and integumentery embryony. CRC—Press., 1993. 144 p.

Novak F. A. Vyssi rostliny. Praha, 1961.

Orr W. I. Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia* Stapf. // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1923. Vol. 14. P. 21—23.

Wiger J. Ein neuer Fall von autonomer nucellar Polyembryonie // Bot. Not. 1930. H. 5. S. 368—370.

Wiger J. Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*. Lund, 1935.

Wiger J. Reply to remarks on my paper on *Buxaceae*, *Meliaceae* etc. // Bot. Not. 1936. H. 6. S. 585—586.

Институт ботаники АН
Азербайджанской Республики
Баку

Получено 17 X 1994

SUMMARY

Buxus hyrcana is the evergreen woody Tertiary relict. It is included in the «red book» of the Azerbaijan Republic. The ontogeny of the flower buds, development and structure of the reproductive organs, embryological processes and morphology are studied. In spite of the isolated ecological-geographical location of *B. hyrcana* in Hyrcans forests, this plant hardly be regarded as an independent species because its morphological and reproductive distinctness from *B. sempervirens* was not observed. Some ideas of the evolution of seed reproduction process in the genus *Buxus* are suggested. Recommendations for more successful rearing are given.

УДК 582. 715(47) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© В. В. Бялт

ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ РОДОВ *HYLOTELEPHIUM* И *SEDUM* (*CRASSULACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. V. BYALT. NOTES ON SOME SPECIES OF THE GENERA *HYLOTELEPHIUM* AND *SEDUM* (*CRASSULACEAE*) IN THE FLORA OF EAST EUROPA

Обобщены некоторые результаты обработки семейства толстянковых (*Crassulaceae*) в пределах Восточной Европы. Приведены 2 новых адвентивных вида — *Hylotelephium sieboldii* и *Sedum lineare*; для *Hylotelephium carpaticum* (Reuss) Holub выявлено приоритетное название — *H. argutum* (Haw.) Holub.

1. Широко распространенный в Северной Евразии очитник пурпурный *Hylotelephium purpureum* (L.) Holub (*Sedum purpureum* (L.) Link) на Восточных Карпатах замещается близким видом, который в современной ботанической литературе называется очиток карпатский *Sedum carpaticum* Reuss (Domin, 1929; Попов, 1949; Барбарич, 1950; Бордзiловский, 1953; Banach-Pogan, 1959; Борисова, 1970; Фодор, 1974; Чопик, 1976; М'якушко, 1977; Омельчук-Мякушко, 1978; Определитель..., 1987), или очитник карпатский *Hylotelephium carpaticum* (Reuss) Holub (Черепанов, 1995; Czerepanov, 1995). Различаются эти 2 вида достаточно хорошо по следующим признакам: у *H. carpaticum* продолговато-ланцетные, по краям остронеравнозубчатые, с клиновидным основанием, суженные в короткий черешок листья (в том числе и самые верхние), цветки мельче, с более интенсивно окрашенными розово-пурпурными лепестками, собраны в густые компактные верхушечные соцветия, все растение выглядит мощнее.

Самостоятельность данного вида не вызывает сомнений. Однако остается неясным, какое название должен носить этот таксон. Дело в том, что из разных районов Карпатских гор по крайней мере трижды описывались новые виды из родства *Sedum purpureum* (=*Hylotelephium purpureum*). Кроме *Sedum carpaticum*, описанного G. Reuss (1853) из Словакии, более чем на 15 лет раньше был описан *S. fabaria* Koch из Судет (Западные Карпаты). Автор этого таксона W. Koch (1837) приводит следующий его диагноз: «*S. Fabaria*, foliis planis lanceolato-oblongis dentato serratis basi cuneatis alternis sparsisque, inferioribus petiolatis, corymbis terminalibus densis. Z. In montosis (meine Exemplare von Babia Gora in d. Sudeten.)». Из приведенного описания можно понять, что для *S. fabaria* характерны те же самые отличительные признаки, которые традиционно используются для разделения *Hylotelephium carpaticum* и *H. purpureum*. Кроме того, нам удалось ознакомиться с гербарным образцом из классического местообитания *S. fabaria* — с Бабей Гуры (Польша). Это позволило сделать вывод, что *S. carpaticum* и *S. fabaria* практически идентичны. Естественно, в таком случае следовало бы согласиться с J. Knapp (1872), который приводит карпатские растения именно под этим названием. Однако J. Dostál (1982) предложил рассматривать *Hylotelephium carpaticum* лишь как подвид другого вида — *H. argutum* (Haw.) Holub subsp. *carpaticum* (Reuss) Dostál. При этом типовой подвид *H. argutum* subsp. *argutum*, согласно Dostál, включает в себя также *Sedum fabaria* и *Hylotelephium vulgare* (Haw.) Holub. Отнесение последнего таксона в синонимы к *H. argutum*

представляется нам очень сомнительным, так как первоначально A. Haworth незаконно обнародовал это название как новое для *Sedum purpureum* в роде *Anacampseros* Haw. Следовательно, оно никакого отношения не имеет ни к *S. fabaria*, ни к *S. carpaticum*.

В то же время собственно очитник острый (*Hylotelephium argutum*) был приведен J. Holub (1979) для Чехословакии без точного указания экологической или географической приуроченности данного таксона. Поэтому из данной публикации неясно, встречается ли этот таксон в Словацких Карпатах или он приурочен к равнинным частям Чехословакии. Нет в этой публикации и описания морфологии данного растения, что также не позволяет соотнести между собой *H. argutum* subsp. *argutum* и *H. argutum* subsp. *carpaticum* и выяснить, по каким признакам они различаются. Если же обратиться к первоисточникам, то выясняется, что *H. argutum* был описан A. Haworth (1821) как *Anacampseros arguta*. При описании им были использованы культивируемые в саду растения, которые попали в культуру с Карпат, откуда были привезены экспедицией D. Whitley в 1820 г. Протолог вида достаточно краток, поэтому считаем возможным привести его целиком: «*1. *A. arguta* (lance toothed carpaticum) foliis oblongo-lanceolatis argute dentatis. Habitat in alpibus Carpathicis. Introd. a Dom. Whitley et Co. 1820. H. Z. Floret ... Obs. *Anacampseroti vulgari* Nobis (Sedo Telephio γ Linn.) simillima, at duplo altiora, foliorumque dentibus profundioribus». Как видим, и в этом случае описание растения основывается на тех же главных признаках, что и у *S. fabaria* и *H. carpaticum*. Очевидно, что описывается одно и то же растение.

Поэтому, по нашему мнению, произрастающий в Карпатах представитель рода Очитник (*Hylotelephium*) должен называться *H. argutum* (Haw.) Holub, так как данная комбинация основана на более раннем законном названии, чем название *H. carpaticum* или *H. fabaria*. Последние должны рассматриваться как его синонимы. Также нет оснований считать *H. carpaticum* подвидом *H. argutum*.

В связи с тем что данный вид ранее не приводился для территории Восточной Европы (европейской части бывшего СССР) под названием *Hylotelephium argutum*, считаем необходимым опубликовать его синонимику.

Hylotelephium argutum (Haw.) Holub, 1979, Preslia 51, 3 : 281. — *Anacampseros arguta* Haw. 1821, Rev. Pl. Succ.: 24. — *Sedum argutum* (Haw.) Sweet, 1826, Hort. Brit.: 179. — *S. fabaria* W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ.: 258; Knapp, 1872, Pflanz. Galiz. u. Bukov.: 267; Борисова, 1970, Нов. сист. высш. раст. 6 (1969): 115. — *S. telephium* L. subsp. *fabaria* (W. D. J. Koch) Kirschl. 1852, Fl. Alsace, 1 : 284. — *S. carpaticum* Reuss, 1853, Kvet. Slov.: 162; Бордзіловский, 1953, Фл. УРСР, 5 : 458, рис. 101; Борисова, 1970, цит. соч. 6 (1969) : 115. — *Hylotelephium carpaticum* (Reuss) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. Praže, Rade Přir. 148, 2 : 77. — *H. argutum* (Haw.) Holub subsp. *carpaticum* (Reuss) Dostál, 1982, Seznam Cevn. Rostl. Květn. Českosl.: 98; Dostál, 1984, Folia Mus. Rerum. Nat. Bohem. Occid. Bot. 21 : 7. — *H. vulgare* auct. non (Haw.) Holub, 1979: (Haw.) Dostál, 1982, l.c.: 98. — *Sedum purpureum* auct. fl. carp. non (L.) Schult. — *S. telephium* auct. fl. carp. p.p., non L. — Очитник острый.

2. *Hylotelephium sieboldii* (Regel) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 52, fig. 1a; S. H. Fu, 1984. Fl. Reip. Pop. Sin. 34, 1 : 52. — *Sedum sieboldii* Regel, 1856, Index Sem. (Petrop.) 1856 : 31; Sweet ex Hook. 1863, Bot. Mag. 89 : tab. 5358; Maxim. 1884, Bull. Acad. Sci. St. Petersb. 29 : 136; Praeger, 1921, Journ. Roy, Hort, Soc. (London), 46 : 101, fig. 47a, 49; J. Ohwi, 1965, Fl. Jap. ed. 2 : 495. — Очитник Зибольда.

Этот вид очитника в природе встречается в Японии, где он с давних пор введен в культуру. В Европу *H. sieboldii* интродуцирован в 1838 г. Он был привезен Henderson (Hooker, 1863) и прижился в качестве комнатного растения. В настоящее время он широко распространен в культуре в Европе и в Северной Америке. Среди стран Восточной Европы чаще всего это растение выращивают в прибалтийских государствах. Климат этого региона позволяет выращивать его в открытом грунте в бордюрах, на клумбах и на альпийских горках. Как оказалось, *H. sieboldii* может

быть найден в одичавшем состоянии. Об этом свидетельствует гербарный образец, обнаруженный нами среди неопределенных материалов в гербарии кафедры ботаники Московского университета (MW). Растения были собраны 12 августа 1972 г. Сигналовой и Селезневой на Куршской косе в окр. г. Нида (Литва). Судя по этикетке, они произрастали на песчаном склоне и, очевидно, были одичавшими.

От других очитников *H. sieboldii* хорошо отличается округлыми, уплощенными с верхушки, туповолнисто-городчатыми, собранными в мутовки по 3 листьями, с клиновидными основаниями и розовой каймой по краю, невысокими, полегающими или повисающими стеблями, крупными, немногочисленными розовыми цветками, собранными в конечные метельчато-головчатые соцветия.

Традиционно автором данного таксона считается W. Hooker, но, как выяснилось, значительно ранее он был опубликован Э. Регелем (Regel, 1856) в «Index seminum». В Петербург это растение попало практически одновременно со странами Западной Европы, о чем свидетельствуют 2 гербарных образца, хранящихся в LE и, несомненно, относящихся к данному виду. На этикетках этих образцов указано, что они культивировались в Петербургском ботаническом саду и что они засушены в 1839 г., а также рукой К. И. Фишера написано название «*Sedum sieboldtii*». Однако в качестве лектотипа нами выбран гербарный образец, собранный самим Регелем и с написанной его рукой этикеткой: «65. 10 Ex horto bot. Petropolitano. *Sedum sieboldii* Hort. v.v. Regel». Образцы из гербария Фишера, возможно, являются синтипами данного таксона, так как в то время гербарий хранился при Ботаническом саде и Регель скорее всего видел эти образцы, однако полной уверенности в этом нет.

3. *Sedum lineare* Thunb. ex A. Murr. in L. 1784, Syst. Veg. ed. 14 : 430; Thunb. 1787, Fl. Jap.: 187; Maxim. 1884, Bull. Acad. Sci. St. Petersb. 29 : 149; Praeger, 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. (London), 46 : 227, fig. 131; Fröd. 1931, Acta Horti Gotoburg. 6: Append. 87, Pl. 53, 54; T. S. Liu et N. J. Chung, 1977, Fl. Taiwan, 3 : 19; S. H. Fu, 1984, Fl. Reip. Pop. Sin. 34, 1 : 144, Pl. 32, fig. 17—24.

Вид был описан A. Murray по сборам K. Tunberg из Японии, произрастает также в Китае и на о-ве Тайвань. В культуре встречается достаточно редко, чаще всего растет в ботанических садах. Как оказалось, он может быть встречен в одичавшем состоянии и на территории Восточной Европы. Об этом свидетельствует гербарный образец, собранный Сигналовой 26 августа 1972 г. на обочине дороги к замку Тракай в Литве (образец хранится в MW).

Эти растения легко отличаются от других наших желтоцветковых представителей рода *Sedum* L. узкими, линейно-ланцетными листьями, собранными в нижней части стеблей и на вегетативных побегах в мутовки по 4, в верхней части плодущих стеблей по 2—4. Под соцветием листья обычно очередные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барбарич А.I. Род *Sedum* L. // Визначник рослин УРСР. Київ, 1950. С. 113—116.

Бордзiловский Е. И. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора УРСР. Київ, 1953. С. 445—467.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР (добавления и изменения) // Нов. сист. высш. раст. (1969) 1970. Т. 6. С. 112—121.

М'якушко Т. Я. Визначник рослин Українських Карпат. Київ, 1977. С. 147.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Секция *Telephium* S.F. рода *Sedum* L. на Украине // Нов. сист. высш. и низш. раст. (1977). Киев, 1978. С. 122—125.

Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. 546 с.

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949. 303 с.

Фодор С. С. Флора Закарпаття. Львiв, 1974. 207 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Чопик В. I. Високогiрна флора Українських Карпат. Київ, 1976. 217 с.

Banach-Pogan E. Badania cytologiczne nad trzema gatunkami rodzaju *Sedum* L. // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. (1958) 1959. Vol. 1. N 2. P. 91—101.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge, 1995. 516 p.

Domin K. Additamenta ad cognitionem florae Rossicae Subcarpaticae // Acta Bot. Bohem. 1929. Vol. 8. P. 26—43.

Dostál J. Seznam cevnatých rostlin květny Československe. Praha, 1982. 408 S.

Haworth A. H. Revisiones plantarum succulentarum. Londini. 1821. 207 p.

Holub J. Some novelites of the Czechoslovak flora // Preslia. Praha, 1979. T. 51. N 3. S. 281—282.

Hooker W. J. Sedum sieboldii // Curtis Bot. Mag. 1863. Vol. 89, tab. 5358.

Knapp J. A. Fam. *Crassulaceae* DC. // Pflanzen Galiziens und der Bukowina. Wien, 1872. S. 266—269.

Koch W. J. D. Fam. *Crassulaceae* DC. // Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. 1837. S. 256—264.

Regel E. Sedum sieboldii // Index Seminum. St. Petersburg, 1856. S. 31.

Reuss G. Kvetcna Slovenske. Praha, 1853. S. 162.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петсрбург

Получено 1 III 1996

SUMMARY

Some results of the systematic treatment of the family *Crassulaceae* in East Europe are summarized. Two new adventive species, *Hylotelephium sieboldii* and *Sedum lineare* are recorded. Priority of name *Hylotelephium argutum* (Haw.) Holub is established for *H. carpaticum* (Reuss) Holub.

УДК 582.632.1-145 : 539.16.04

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© Н. В. Ладанова

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) ПРИ РАДИАЦИОННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

N. V. LADANOVA. ULTRASTRUCTURAL ORGANIZATION OF A BIRCH *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*) LEAF CHLORENCHYMA AFTER RADIATION INFLUENCE

Проведено электронно-микроскопичсское изучение хлоренхимы листа *Betula pendula* в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Подробно описана ультраструктурная организация палисадной и губчатой ткани у морфологически разных листьев. Получены данные, позволяющие предположить ускоренное старсние листьев древесных растений при воздействии ионизирующего излучения.

Известно, что лиственные деревья проявляют более высокую устойчивость к радиационному излучению, чем хвойные (Тихомиров, 1972; Криволуцкий и др., 1988). В районе аварии на Чернобыльской АЭС (далее — ЧАЭС) летальное повреждение сосны *Pinus sylvestris* L. отмечалось при поглощенных дозах 100—110 Гр, а сублетальное — при 10—12 Гр и выше (Козубов и др., 1990). Установлено, что у березы повислой *Betula pendula* Roth радиационное воздействие в дозах 80—100 Гр вызывает морфозы и структурные изменения листьев (Уварова, 1990; Юшков и др., 1990). Ультраструктурная организация мезофилла практически оставалась неизученной. В связи с этим в 1992 г. было проведено электронно-микроскопическое исследование листа березы при хроническом облучении в дозе около 1.5 Гр за вегетационный период.

Материал и методика

Для ультраструктурного изучения ассимиляционной ткани березы образцы листьев были взяты в летний период 1992 г. на участке, расположенном в 2 км от ЧАЭС по «западному следу» (выбор участка обусловлен проведением комплексных исследова-

ний Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН в районе аварии на ЧАЭС). На момент фиксации образцов мощности экспозиционных доз на участке составили 30—40 мР/ч. Возраст изучаемых деревьев 5—6 лет. Полностью дифференцированные, закончившие рост листья брали из средней части кроны с юго-западной стороны. Для структурного анализа было зафиксировано 3 варианта листьев: а) укрупненные, по размерам в 1.5—2 раза превышающие нормальные листья березы; б) мелкие листья, имеющие размеры в 1.5—2 раза меньше обычных; в) хлорозные листья, нормальные по размерам, но отличающиеся наличием широкой желтой каймы по краю листа (фиксировалась средняя зеленая часть листа). При подготовке материала для исследований использовали стандартные методики с заливкой объектов в эпон. Изучение и съемку микропрепаратов проводили на трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS-500.

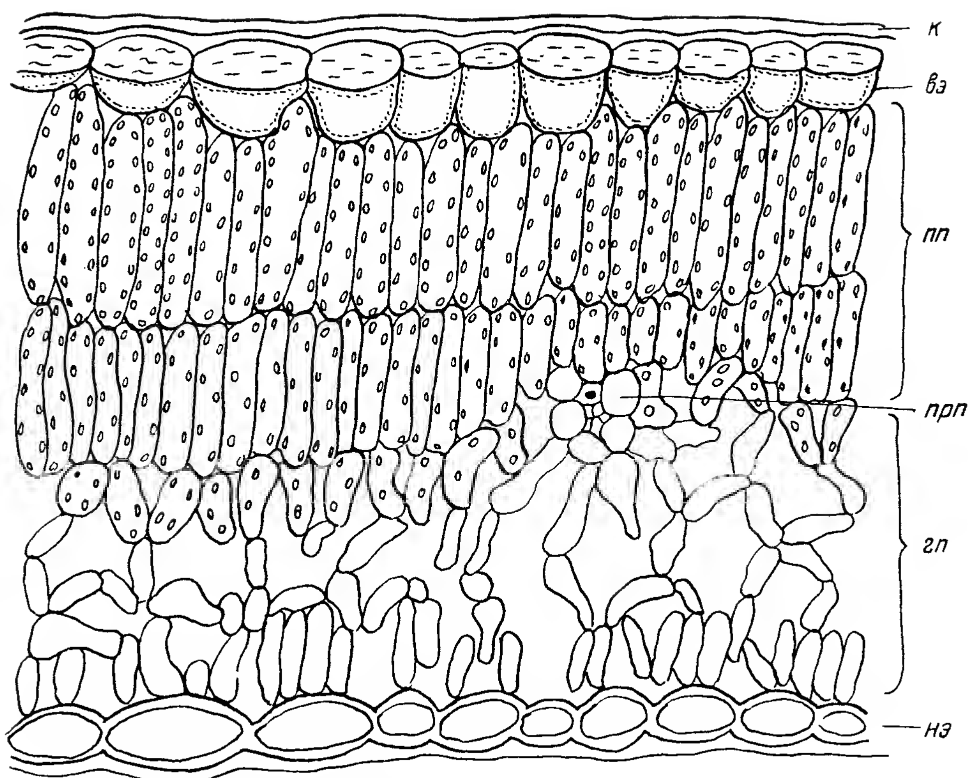
Результаты и их обсуждение

Как и у большинства покрытосеменных растений, мезофилл листьев березы подразделяется на палисадную и губчатую ткани. В норме в зависимости от условий произрастания палисадный мезофилл может состоять из 1—3 слоев клеток, расположенных своей длинной осью перпендикулярно верхней эпидерме. По данным Л. В. Талалуевой и Н. Е. Косиченко (1983), изучивших 11 видов берез, в норме у преобладающего большинства видов палисадная ткань имела 2 слоя и состояла из вытянутых, плотно сомкнутых клеток. Губчатая ткань многослойная, из 4—5 слоев удлиненных клеток (см. рисунок). Этими авторами также было установлено, что в условиях интенсивного освещения в южных местообитаниях у некоторых видов берез появляется 3-й слой палисадных клеток. Ультраструктурное изучение клеток мезофилла у берез проводилось в связи с изменением возраста листа (Dodge, 1970). Материалы по ультраструктуре листа березы при радиационном воздействии единичны (Пономарева, 1979). Далее приведена ультраструктурная характеристика клеток мезофилла листьев березы в норме и при хроническом воздействии ионизирующего излучения около 0.3 Гр/мес и 1.5 Гр за вегетационный период.

В исследованных листьях березы в норме палисадный мезофилл состоит из 2 слоев вытянутых в дорсивентральном направлении клеток. Между клетками имеются небольшие воздухоносные полости. Губчатый мезофилл имеет 3 слоя клеток. Воздушные полости в губчатой ткани занимают довольно значительный объем. В палисаде центральную часть клеток занимают ядро и вакуоль.

Ядро имеет правильную шаровидную конфигурацию. Нуклеоплазма отличается низкой плотностью, ядрышки мелкие и плотные. Вакуоли содержат в большом количестве таниновые вещества. Хлоропласты располагаются вдоль антиклинальных стенок. В строме имеется 1—2 крупных крахмальных зерна, занимающих около 50 % объема хлоропласта, и 8—10 мелких пластоглобул (табл. I). Поскольку матрикс в хлоропластах имеет такую же плотность, как и мембраны, тилакоиды трудно различимы, и только в отдельных хлоропластах можно выявить граны, содержащие 6—8 тилакоидов. Матрикс митохондрий более электронно-светлый, и в них хорошо различаются кристы, имеющие иногда незначительные расширения. В цитоплазме клеток хорошо различается шероховатый эндоплазматический ретикулум. Рибосомальная фракция представлена большим числом полирибосом.

Крупные листья. Палисадный мезофилл состоит также из 2 слоев тонкостенных клеток. В 1-м слое клетки располагаются плотно, без межклетников; 2-й слой более рыхлый, с небольшими межклетниками. В клетках мезофилла вакуоли содержат хлопьевидные включения. Ядро обычно расположено в центральной части клетки. Хроматин в нем рассеянный, ядрышки мелкие и плотные. Довольно значительный объем цитоплазмы занимают хлоропласты, большинство из которых содержит небольшие крахмальные гранулы (табл. II, *а*). Строма пластид имеет низкую электронную плотность, фотосинтетические мембраны представлены гранами, состо-



Поперечный срез листовой пластинки *Betula borysthenica* (по: Талалуева, Косиченко, 1983).

вэ — верхняя эпидерма, *гп* — губчатая паренхима, *к* — кутикула, *нэ* — нижняя эпидерма, *пп* — палисадная паренхима, *прп* — проводящий пучок.

ящими из 8—10 тилакоидов (табл. II, *б*). Пластоглобулы несколько увеличиваются по размерам по сравнению с контролем (см. таблицу).

Кроме хлоропластов, цитоплазма в клетках палисадной паренхимы в значительной мере насыщена и другими органеллами, особенно митохондриями и пероксисомами. Митохондрии имеют светлый матрикс и хорошо развитую систему крист. Рибосомальная фракция представлена сравнительно небольшим числом одиночных рибосом. Эндоплазматический ретикулум четко не выражен.

Во 2-м, более рыхлом слое палисады имеются клетки с электронно-плотной цитоплазмой. В этих осмиофильных клетках вакуоли увеличены и заполнены танинами. В цитоплазме таких клеток хлоропласты сохраняются, однако внутренняя система мембран в них значительно нарушена. Тилакоиды и граны частично деструктурированы. В митохондриях система крист также нарушена.

Морфометрическая характеристика клеток палисадного мезофилла березы

Объекты	Средние размеры, мкм			
	клеток по длинной оси	клеток по короткой оси	хлоропластов	пластоглобул
Контроль	29.80 + 1.06	9.32 + 0.56	4.98 + 0.09	0.18 + 0.01
Крупные листья	30.32 + 1.09	10.71 + 0.44	5.08 + 0.16	0.37 + 0.04
Мелкие листья	28.14 + 1.05	9.72 + 0.25	3.73 + 0.13	0.62 + 0.03
Хлорозные листья	29.10 + 1.30	8.12 + 0.36	3.82 + 0.12	0.76 + 0.05

Губчатый мезофилл состоит из клеток неправильной формы, между которыми находятся значительные воздушные полости. Почти весь объем клеток занят хлоропластами. В строме пластид имеются небольшие крахмальные гранулы, тилакоидная система не выявляется. Цитоплазма клеток губчатого мезофилла менее насыщена органеллами, чем цитоплазма клетки палисады.

Мелкие листья. В отличие от контроля в мелких листьях палисадный мезофилл представлен 1 слоем клеток. Тонопласт, ограничивающий вакуоли, имеет извилистые очертания. Хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок и часто имеют неправильную форму вследствие инвагинаций оболочек. Крахмал в них отсутствует, фотосинтетические мембраны не идентифицируются на фоне светлой стромы. В хлоропластах обнаруживаются крупные пластоглобулы, количество которых близко к их содержанию в крупных листьях (табл. III, *а*, *б*).

Клетки губчатого мезофилла также весьма неоднородны по своей форме и значительно вакуолизированы. Вакуоли заполнены танинами. Хлоропласты располагаются в этих клетках неупорядоченно, форма из разнообразна. Строма хлоропластов имеет низкую электронную плотность, тилакоидная система не выявляется.

Хлорозные листья. Палисадный мезофилл, как в контроле и в крупных листьях, 2-слойный, однако 2-й слой клеток менее выражен. Ультраструктура палисадных и губчатых клеток идентична таковой в описанном выше крупном листе, в связи с чем нет необходимости подробно останавливаться на их строении. Однако следует отметить, что в хлорозных листьях отмечены увеличение содержания танинов в вакуолях и возрастание размеров пластоглобул в строме хлоропластов, значительная деструкция мембранных систем (табл. IV, *а*, *б*).

Обсуждение полученных нами результатов исследований затруднено в связи с ограниченным количеством работ по воздействию ионизирующего излучения на ультраструктуру тканей древесных растений, в том числе и лиственных. Увеличение объема хлоропластов при воздействии острого гамма-облучения в дозах 60—70 Гр на фотосинтетический аппарат березы отмечено Р. П. Пономаревой (1979). Данное явление автор связывает с высокой устойчивостью к облучению систем синтеза белка в хлоропластах. Наши данные показывают, что незначительное уменьшение размеров хлоропластов происходит у мелких и хлорозных листьев (см. таблицу). При этом в хлоропластах березы не наблюдалось накопления крахмала, как это было установлено у хвойных в результате нарушения углеводного обмена (Ладанова, 1992). По данным Пономаревой (1979), количество клеток хлорофиллоносной паренхимы на единице площади листа при остром гамма-облучении снижалось и было наименьшим (52 % от контроля) в пожелтевших листьях березы. При хроническом облучении, по нашим данным, в листьях березы количество слоев палисадных клеток практически не изменялось. Лишь в мелких листьях палисадная ткань состояла из 1 слоя клеток. Как уже указывалось ранее, имеется ряд работ, в которых приводится описание структуры клеток мезофилла листопадных древесных растений в норме (Гамалей, Куликов, 1978; Талалуева, Косиченко, 1983). В этих публикациях ультраструктурная перестройка мезофилла рассматривается главным образом в связи с возрастными изменениями листа. Основными признаками старения листа березы, по данным I. Dodge (1970), являются увеличение в диаметре липидных глобул в хлоропластах и возрастание числа тилакоидов в гранах за счет слияния соседних тилакоидов.

Наиболее полная характеристика динамики ультраструктуры клеток мезофилла в процессе развития и старения листа у видов сем. *Oleaceae* приведена в работе Ю. В. Гамалея и Г. В. Куликова (1978). Старение клетки, по их данным, характеризуется сокращением величины ядра и деструкцией его содержимого. В качестве одного из первых структурных признаков старения хлоропластов является снижение числа рибосом в них, а в дальнейшем — прогрессирующее разрушение тилакоидной системы. Для клеток мезофилла листьев березы, которые были нами изучены в период их максимальной функциональной активности (июнь), также были выявлены признаки, характерные для стареющего листа: просветление нуклеоплазмы и цитоплазмы

вследствие потери ими рибосом, увеличение объема вакуолей, накопление в них танинов, возрастание размеров пластоглобул в хлоропластах.

Выводы

1. При воздействии хронического ионизирующего излучения в дозе около 1 Р/сут наблюдаются морфологические и анатомические изменения фотосинтетического аппарата березы, которые выражаются в изменении размеров листовой пластинки и числа слоев палисадного мезофилла.

2. Структурные изменения клеток мезофилла характеризуются увеличением объема вакуолей, уменьшением рибосомальной фракции в цитоплазме, количества фотосинтетических мембран и рибосом в хлоропластах, увеличением размеров пластоглобул.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л., 1978. 192 с.

Козубов Г. М., Таскаев А. И., Игнатенко Е. Г. и др. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Сыктывкар, 1990. 136 с.

Криволуцкий Д. А., Тихомиров Ф. А., Федоров Е. А. и др. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М., 1988. 240 с.

Ладанова Н. В. Ультраструктурная организация разновозрастной хвои ели при радиационном воздействии // Радиобиология. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 640—646.

Пономарева Р. П. Действие острого гамма-облучения на фотосинтетический аппарат березы и сосны // Проблемы лесной радиоэкологии. 1979. С. 68—75. (Тр. Ин-та прикл. геофизики. Вып. 38).

Талалуева Л. В., Косиченко Н. Е. Адаптивные измеиения анатомического строения листьев различных видов рода *Betula* (*Betulaceae*) в условиях сухой степи Нижнего Поволжья // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1374—1379.

Тихомиров Ф. А. Действис ионизирующих излучений на экологические системы. М., 1972. 176 с.

Уварова С. А. Ультраструктура клеток палисадной паренхимы листа *Betula pendula* при остром лучевом поражении // Биологические и радиоэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. Тез. докл. I Междунар. конф. М., 1990. С. 48.

Юшков Г. И., Куликов Н. В., Чуева Т. А. Влияние повышенного тона радиации на надземные органы березы бородавчатой в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС // Там же. М., 1990. С. 53.

Dodge I. D. Changes in chloroplast fine structure during the autumnal senescence of *Betula* leaves // Ann. Bot. 1970. Vol. 34. N 137. P. 817—824.

Институт биологии Коми НЦ
УрО РАН
Сыктывкар

Получено 6 IV 1995

SUMMARY

In the area of Chernobyl NPS, birch leaf chlorenchyma was studied. Ultrastructural organization of palisade and spongy tissues in morphologically different leaves is described in details. The data obtained suggest the accelerated senescence of woody plant leaves after ionizing radiation.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.732 : 551.781.4(571.66)

© Л. Ю. Будаицев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *MACGINITIEA* (*PLATANACEAE*) В ЭОЦЕНЕ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ[1]

L. YU. BUDANTSEV. THE NEW SPECIES OF *MACGINITIEA* (*PLATANACEAE*) FROM THE EOCENE OF WESTERN KAMCHATKA

Приведены описания и изображения остатков листьев 2 новых видов вымершего рода *Macginitiea* (*Platanaceae*) из эоценовых отложений Западной Камчатки, а также крупных почечных чешуй, вероятно, принадлежащих *Macginitiea grandifolia* sp. nov. Появление в палеогеновой флоре Камчатки видов этого широко распространенного на западе Северной Америки рода связывается с процессом широкой американо-азиатской флористической миграции в эпоху климатического оптимума (ранний—средний эоцен).

В обширной коллекции остатков ископаемых растений, собранных в разных местонахождениях на Западной Камчатке из отложений среднего и позднего эоцена, обнаружено несколько отпечатков листьев и кроющих почечных чешуй, относящихся к вымершему роду *Macginitiea* Wolfe et Wehr, ранее не встреченному в азиатских палеофлорах.

Род *Macginitiea* был установлен J. Wolfe и W. Wehr (1987) в среднеэоценовой флоре Republic (США) на основе находок остатков лопастных листьев «платанового» типа, которые отличались от современных и ископаемых *Platanus* и *Platanophyllum*. В качестве типа рода был приведен вид *Macginitiea gracilis* (Lesq.) Wolfe et Wehr. Однако эффективное обнародование рода *Macginitiea* состоялось годом раньше в монографии S. Manchester (1986); в ней были сделаны ссылки на более раннюю, но в то время еще не опубликованную работу Wolfe и Wehr, приведен данный этими авторами диагноз нового рода и его тип. Manchester рассмотрел морфологические особенности как вегетативных, так и репродуктивных структур, уверенно сближаемых им с *Macginitiea*, подробно обосновал самостоятельность нового рода, его видовой состав и номенклатуру.

Род *Macginitiea* имел широкое распространение в палеоценово-раннеолигоценовых флорах на западе Северной Америки (рис. 1), его виды встречаются в комплексах ископаемых растений разных систематического состава и эколого-климатического облика. Многие авторы первоначально относили их к родам *Platanus*, *Platanophyllum*, *Aralia* и др.

Видам рода *Macginitiea* свойственны в основном крупные и очень крупные пальчато-рассеченные 5—9-лопастные листья, по краю обычно цельные или с редкими нерегулярными зубчиками, сложнопальчатым (палинактинодромным) жилкованием с узлом ветвления базальных жилок либо в месте сочленения листовой пластинки с черешком, либо несколько выше основания, иногда с образованием небольшого щитка. Из узла обычно выходят 3 почти равные по мощности базальные жилки, от которых на некотором расстоянии отходят под острым углом 1—2 с каждой стороны жилки, проходящие в нижние боковые лопасти. Количество основных и дополнительных базальных жилок соответствует числу лопастей листа. Характерны частые (до 35 пар) боковые ответвления базальных жилок, образующие в центральной

[1] Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант 93-04-20065).

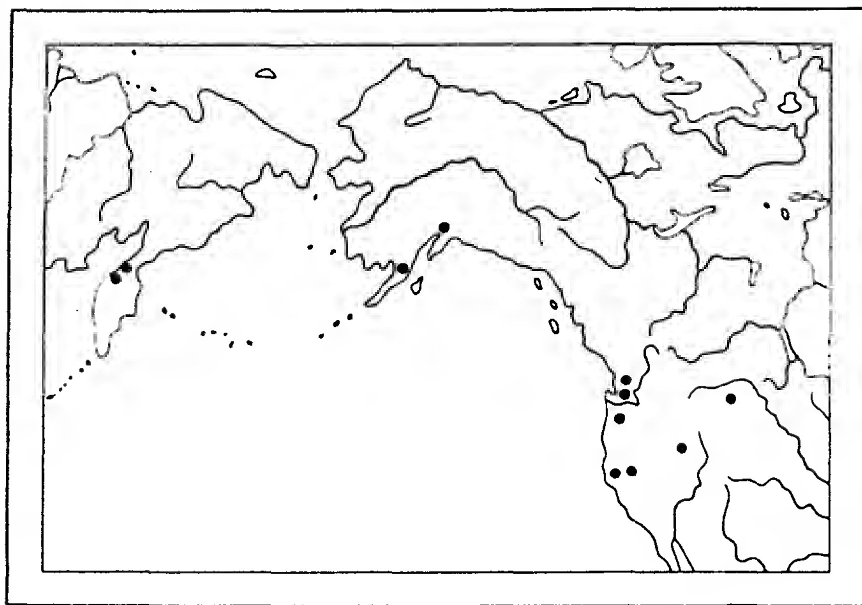


Рис. 1. Основные местонахождения видов *Macginitiea*.

части пластинки встречные Л-образные анастомозы (шевроны), которые в лопастях переходят в обычные перисто расположенные, чаще супротивные боковые жилки, плавными петлями соединяющиеся между собой близко от края листа либо оканчивающиеся в краевых зубцах. Лопасти могут быть широкими или более узкими, слабо перетянутыми в основании, треугольной, округло-треугольной или языковидной формы с острыми или короткозаостренными вершинами. Синусы между лопастями обычно закругленные. Черешки сравнительно короткие, мощные, с мозолистым основанием. Их анатомическое строение сходно с таковым у некоторых современных платанов. С родом *Macginitiea* связываются подробно изученные ископаемые древесины (*Plataninium haydenii* Felix), головчатые соплодия (*Macginicarpa glabra* Manchester), мужские соцветия (*Platananthus synandrus* Manchester), тычиночные комплек-

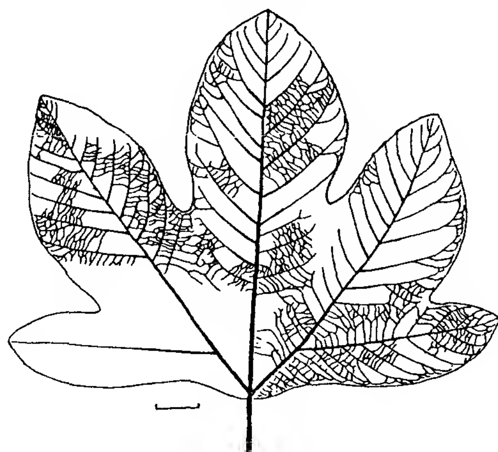


Рис. 2. *Macginitiea grandifolia*.

Схематический рисунок листа с частичной реконструкцией. Масштабная линейка — 5 см.

сы (*Macginistemon mikanoides* (Macginitie) Manchester) и пыльца (Manchester, 1986). Это ставит *Macginitiea* в ряд наиболее достоверных и полно изученных ископаемых таксонов, принадлежащих сем. *Platanaceae*. Суммируя признаки строения вегетативных и репродуктивных структур нового рода, Manchester указал на следующие его отличия от настоящих платанов: преобладание остроугольного отхождения жилок 1-го порядка и узких синусов между лопастями; отсутствие простых перфораций в сосудах вторичной древесины; стабильно пятичленное строение гинецея и андроцея; хорошо развитый околоцветник как в пестичных, так и в тычиночных цветках; отсутствие рассеянных волосков на плодах; срастание тычинок в пределах каждого цветка; очень мелкая пыльца. По строению вегетативных органов *Macginitiea* стоит ближе к современным видам подрода *Platanus* Leroy, а по некоторым признакам генеративных структур — к подроду *Castaneophyllum* Leroy.

В составе рода по остаткам листьев в настоящее время известны следующие виды.

Macginitiea gracilis (Lesq.) Wolfe et Wehr (*Liquidambar gracile* Lesq., *Platanus dubia* Lesq. non Ettingsh., Aralia ? *gracilis* Lesq., *A. notata* Lesq., *A. republicensis* R. W. Brown, *Platanus appendiculata* Berry non Lesq., *Aralia whitneyi* Berry non Lesq., *Platanus nobilis* R. W. Brown p. p. non Newb., *P. nobilis* Hickey non Newb.) — тип рода (Wolfe, Wehr, 1987).

M. angustiloba (Lesq.) Manchester (*Aralia angustiloba* Lesq., *Platanophyllum angustiloba* (Lesq.) Macginitie) (Manchester, 1986).

M. whitneyi (Lesq.) Manchester (*Aralia whitneyi* Lesq., *Platanophyllum whitneyi* (Lesq.) Macginitie) (Manchester, 1986).

M. wyomingensis (Knowlt. et Cockerell) Manchester (*Aralia wyomingensis* Knowlt. et Cockerell, *Platanus wyomingensis* (Knowlt. et Cockerell) Macginitie) (Manchester, 1986).

Американские виды *Macginitiea* входили в состав хвойно-широколиственных растительных сообществ разнообразных типов — от субтропического на юге до теплоумеренного на севере. Так, типовому виду *M. gracilis* из среднего эоцена Republic на северо-востоке штата Вашингтон сопутствовали виды из родов *Metasequoia*, *Abies*. *Picea*, *Ginkgo*, *Sassafras*, *Cercidiphyllum*, *Langeria* (*Hamamelidaceae*), *Ulmus*, *Fagopsis*, *Alnus*, *Betula*, *Pterocarya*, *Ternstroemites*, *Tilia*, *Crataegus*, *Acer* и др. (Wolfe, Wehr, 1987). Виды *Macginitiea angustiloba*, *M. whitneyi* в среднеэоценовой флоре Chalk Bluffs (штат Калифорния) участвовали в сложении более богатых и разнообразных комплексов с пальмами, лавровыми, бобовыми, миртовыми, сапиндовыми, чайными, комбретовыми и др. (Macginitie, 1941).

Частая приуроченность листовых остатков *Macginitiea* к вулканогенным отложениям и некоторые особенности строения их древесины позволили сделать вывод, что эти растения могли входить в пионерные сообщества на вулканических субстратах и быть приспособленными к недостатку солнечного света при продолжительных извержениях вулканов. Возможно, с этим связаны крупные размеры листовых пластинок у большинства видов *Macginitiea* (Manchester, 1986). Но, с другой стороны, часть видов найдена в нормально-осадочных породах речного и озерного типов, накопление которых не связано с вулканической деятельностью (Brown, 1962; Hickey, 1977). Вероятно, виды этого рода были достаточно толерантными к эколого-климатическим условиям, что обеспечивало им длительное существование в обширном ареале.

Камчатские виды *Macginitiea* также входили в состав разных по эколого-климатическим признакам сообществ, и их находки происходят как из прибрежноморских нормально-осадочных слоев (мыс Ребро), так и из туфогенных пород вулканического комплекса (р. Пылгаваям). Находкам листьев *M. latiloba* sp. nov. сопутствовал богатый флористический комплекс со значительным участием субтропического элемента, включая пальмы *Sabal*, многочисленные бобовые, миртовые, чайные, сапиндовые и др. Теплоумеренный элемент составляли папоротники *Osmunda*, *Onoclea*, *Dennstaedtia*, хвойные *Taxodium*, *Metasequoia*, цветковые *Cercidiphyllum*, *Trochodendroides*, *Hamamelites*, *Platanus*, *Carya*, *Myrica*, *Acer* и др.

Вместе с *Macginitiea grandifolia* sp. nov. встречены явно теплоумеренные виды

из родов *Abies*, *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Pylgavayamia* (*Hamamelidaceae* ?), *Corylus*, *Betula*, *Acer*, *Actinidia*, *Ampelopsis* и др. Многие растения этого, по-видимому пионерного сообщества, имели необычайно крупные листья с мощным жилкованием.

Следует отметить, что во флористических комплексах с участием *Macginitiea* на Западной Камчатке встречены обильные листовые остатки типичных платанов, в том числе с крупными и очень крупными пластинками, входящих в группу полиморфных *Platanus basicordata* Budants. — *P. iljinskajae* N. Maslova. В более древних палеоценово-раннеэоценовых слоях напанской свиты здесь же (р. Анадырка) вместе с листьями платанов найдены соплодия и мужские соцветия (Буданцев, 1983: табл. 23, *1—4*), но не обнаружены листья, сколько-нибудь сравнимые по морфологии с таковыми у *Macginitiea*.

В ископаемых флорах северо-востока Азии платановые являлись обычным компонентом начиная по крайней мере со второй половины сеномана. Но меловые виды составляли особую морфологическую группу, заметно отличающуюся от современных платанов. Хотя, как показал G. Upchurch (1984) на примере кутикулярного строения потомакских (апт) «платаноидов», они действительно принадлежали сем. *Platanaceae*. У палеогеновых же видов уже заметны прямые связи с родом *Platanus*, у части из них имеются более или менее близкие современные аналоги (Маслова, Фотьянова, 1991). Однако ни один из них, кроме спорного *P. nobilis* Newb., не может быть даже отдаленно сближен с видами рода *Macginitiea*. Это заставляет полагать, что *Macginitiea* внедрился в палеогеновую флору Камчатки с потоком мигрантов североамериканского происхождения в период так называемого климатического оптимума в начале палеогена, когда такая миграция приняла наиболее широкий размах (Буданцев, 1986).

Далее приведено описание новых видов *Macginitiea*.

Сем. *P l a t a n a c e a e*

Род *Macginitiea* Wolfe et Wher in Manchester, 1986

Macginitiea latiloba Budants. sp. nov.

(табл. I, *1*; II, *1—3*)

Leaves 5- or more rarely 6-lobed, mostly large, 12—27 cm long along the central lobe, 16—30 cm wide between lateral lobes. The lobes wide at the base, their width is almost equal to the height, rounded-acuminate (?) at the top, entire margined or with rare irregular minute teeth. Sinuses between the lobes wide rounded. Central and inner lateral lobes larger. Blade base from wide cuneate decurrent to wide rounded. Venation palynactinodromous.

H o l o t y p e: leaf impression, Western Kamchatka, Rebro Cape, Tkaprovayam Formation, Middle Eocene. Coll. BIN 960-9, 1206; tab. 1, *1*.

Листья 5-, реже 6-лопастные, преимущественно крупные, 12—27 см дл. по центральной лопасти, 16—30 см шир. между боковыми лопастями. Лопасти широкие в основании, по ширине почти равные высоте, на вершинах округло-заостренные (?), по краю цельные или с редкими нерегулярными мелкими зубчиками. Синусы между лопастями широкие, закругленные. Центральная и внутренние боковые лопасти более крупные. Основание пластинки от широко клиновидно низбегающего до широко округленного. Жилкование сложнопальчатое (палинактинодромное). От узла ветвления в самом основании пластинки либо несколько выше отходят 3 основные мощные базальные жилки, оканчивающиеся в вершинах лопастей. На расстоянии 1—3 см от узла они вильчато ветвятся под острым углом 1—2 раза, и ответвления также оканчиваются во внешних лопастях. В случаях двойной бифуркации базальных жилок с одной стороны внешняя ветвь проходит в дополнительную (6-ю) лопасть, что приводит к продольной асимметрии пластинки (табл. II, *1*). От внешних ветвей базальных жилок под острыми углами отходят частые боковые жилки, соединяющи-

еся между собой серией мелких петель. С внутренней стороны этих ветвей отходят почти под прямыми углами более слабые жилки, соединенные с встречными ответвлениями ветвей следующего порядка. В лопастях вторичные боковые жилки с обеих сторон соединяются у цельного края узкими петлями (табл. I, *3*) либо оканчиваются в редких краевых зубцах (табл. I, *2*). В центральном секторе пластинки боковые жилки отходят под углом, близким к прямому, и образуют серию частых Л-образных лестничных анастомозов (шевронов), более слабых, чем возникающие выше в лопастях боковые жилки, отходящие под более острым углом. Жилки 3-го порядка проходят косо к вторичным и образуют слабо разветвленные анастомозы, часто соединенные посередине поперечными перемычками (табл. I, *2*, *3*). Арена между третичными жилками выполнена двойной тонкой сетью жилок с угловатыми замкнутыми ячейками.

Голотип: отпечаток листа, Западная Камчатка, мыс Ребро, ткапроваямская свита, средний эоцен. Колл. БИН 960-9, обр. 1206, табл. I, *1*.

Наибольшее внешнее сходство *M. latiloba* проявляет с типом рода *M. gracilis*, для которого также характерны как очень крупные, так средней величины листья с клиновидно низбегающим или широко округленным основанием. Однако у американского вида лопасти треугольной формы, с острыми вершинами и цельным краем, тогда как у камчатского лопасти скорее всего закругленно-заостренные, а по краю наблюдаются нерегулярные мелкие зубчики. Другой американский вид — *M. angustiloba* — хорошо отличается узкими, часто слабо перетянутыми в основании высокими лопастями; отношение высоты лопастей к общей длине листовой пластинки здесь составляет 0.47—0.53 против 0.31—0.36 у камчатских листьев. Кроме того, у *M. angustiloba* нередки листья с 7—9 лопастями. Для *M. whitneyi* характерно преобладание крупных цельнокрайных листьев с 7—9 лопастями. И, наконец, *M. wyomingensis*, более других напоминающий настоящие платаны, имел 5-лопастные листья с регулярными крупными зубцами по краю пластинки. Вероятно, к *M. latiloba* относится отпечаток листа из слоев камчикской свиты в бухте Чемурнаут на Западной Камчатке, схематический рисунок которого приведен в статье Н. П. Масловой и Л. И. Фотьяновой (1991: рис. 2, *2*) под названием *Platanus nobilis* Newb. К этому же виду платана авторы относят в качестве синонима и тип рода *Macginitiea*.

Местонахождение и материал: Западная Камчатка, мыс Ребро, ткапроваямская свита, средний эоцен. Колл. БИН 960-9, обр. 1204, 1206, 1207.

Macginitiea grandifolia Budants. sp nov.

(табл. III, *1—3*)

Leaf 5-lobed, length along the central lobe reaching 50 cm, width between apices of lateral lobes somewhat over 50 cm. Lobes wide, slightly contracted; their height about half the total blade length. Central lobe in the middle part 19 cm wide, lateral lobes 14—15 cm wide. Lobes apices probably rounded acuminate. Irregular minute teeth with wide base and acute apex occur at the margin. Sinuses between the lobes narrow rounded. Venation palynactinodromus.

Holotype: leaf impression. Western Kamchatka, Pylgovayam River, Kinkil Series, Upper Eocene. Coll. BIN 960-30, 3650; tab. III, *1*.

В местонахождении на морском берегу у устья р. Пылгаваям встречено несколько отпечатков крупных лопастных листьев, из которых удалось собрать, к сожалению, лишь один неполный экземпляр.

Лист 5-лопастной, длина его по центральной лопасти достигает 50 см, а ширина между вершинами боковых лопастей немного более 50 см. Лопасти широкие, слегка перетянутые в основании; их высота составляет примерно половину от общей длины пластинки. Ширина центральной лопасти в средней части 19 см, боковых — 14—15 см. Верхушки лопастей, по-видимому, округло-заостренные. По краю встречаются нерегулярные мелкие зубчики с широким основанием и острой верхушкой (табл. III, *3*). Синусы между лопастями узкие, закругленные. Жилкование сложнопальчатое (палинактинодромное): от центральной жилки несколько выше основания отходят

мощные боковые базальные жилки, оканчивающиеся в лопастях. От них кнаружи на расстоянии около 8 см отходят менее мощные жилки, проходящие в вершины нижних лопастей. От боковых базальных жилок в сторону края пластинки отходят до 20 разновеликих ответвлений, в свою очередь ветвящихся на концах и соединяющихся между собой серией мелких петель, а частично оканчивающихся в краевых зубцах (табл. III, *3*). Боковые ответвления базальных жилок в центральной части пластинки образуют встречные Л-образные разветвленные посередине анастомозы (шевроны), число которых достигает 10—12. В лопастях угол отхождения вторичных жилок немного увеличивается, сами жилки слабо дуговидно изгибаются, 1—3 раза ветвятся в верхней части и соединяются между собой серией петель либо их концевые ответвления проходят в краевые зубцы. Жилки 3-го порядка образуют четкие, субперпендикулярные вторичным, частые, 1—3 раза разветвленные лестничные анастомозы, арена между которыми выполнена густой сетью жилок следующих порядков с замкнутыми угловато-округлыми ячейками.

Голотип: отпечаток листа, Западная Камчатка, р. Пылгаваям, кинкильская серия, верхний эоцен. Колл. БИН 960-30, обр. 3650; табл. III, *1*.

В этом же захоронении, но не в непосредственной связи с листьями обнаружены отпечатки многочисленных, очень крупных «лодочковидных» образований, которые можно рассматривать в качестве кроющих почечных чешуй (табл. IV, *1—6*). Длина наиболее крупных из них достигала 10—12 см при ширине немного ниже середины 3—3.5 см. Основания чешуй прямосрезанные, окаймлены кверху узким пояском с многочисленными тонкими жилками. Поясок резко переходит к груборебристой выпуклой внешней поверхности; видимое число ребер достигает 10—11. Ребра образованы более мощными продольными жилками, сходящимися к верхушкам чешуй, форму которых установить не удалось. По всей вероятности, она была оттянуто острой. Между ребер проходят тонкие параллельные, иногда ветвящиеся под очень острым углом жилки, особенно хорошо различимые на отпечатках внутренней поверхности чешуй (табл. IV, *3, 6*). Принадлежность этих чешуй *M. grandifolia* не бесспорна; вместе с тем трудно представить иное растение с такими крупными почками, кроме *M. grandifolia* с его гигантскими листьями.

Местонахождение и материал: Западная Камчатка, р. Пылгаваям, кинкильская серия, верхний эоцен. Колл. БИН 960-30, обр. 3650 (лист), 3554—3559, 3561, 3562, 3577 (почечные чешуи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л., 1986. 60 с. (Комаровские чтения. Вып. 36).

Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Род *Platanus* (*Platanaceae*) в кайнозое дальневосточного региона // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 173—184.

Brown R. W. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1962. N 375. P. 1—119.

Hickey L. J. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of Western Dakota // Geol. Soc. Amer. 1977. Mem. 150. P. 1—181.

Macginitie H. D. A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada // Carnegie Inst. of Washington. 1941. Publ. 534. P. 1—178.

Manchester S. R. Vegetative and reproductive morphology of extinct plane tree (*Platanaceae*) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147. N 2. P. 200—226.

Upchurch G. R. Cuticle evolution in early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Bot. Gard. 1984. P. 522—550.

Wolfe J. A., Wehr W. Middle Eocene Dicotyledonous plants from Republic, Northern Washington // U. S. Geol. Surv. 1987. Bull. 159. N 7. P. 1—25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

The leaf remains of two species of the extinct genus *Macginitiea* J. Wolfe et Wehr in Manchester, 1986 (*Platanaceae*) from the Eocene deposits of Western Kamchatka, as well as the remains of large bud scales, probably belonging to one of the species (*M. grandifolia* sp. nov.), are described and illustrated for the first time. The emergence of the species of this genus, wide spread in the west of North America, in the Paleogene flora of Kamchatka is associated with the American-Asian floristic migration during the climatic optimum (the early-middle Eocene).

УДК 582.757.2(47) - Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© Д. В. Гельтман

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О ВИДАХ ПОДСЕКЦИИ *ESULAE* РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ[1]

D. V. GELTMAN. TAXONOMIC NOTES ON SPECIES OF SUBSECTION *ESULAE* OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) FROM EASTERN EUROPE

Рассмотрена систематика некоторых критических таксонов рода *Euphorbia*, обитающих на территории Восточной Европы. Обоснована необходимость разграничения *E. esula* и *E. virgata*, подробно проанализированы экологические особенности обоих видов. Кроме того, рассмотрена систематика *E. kaleniczenkoi*, *E. tristis*, *E. gmelinii*, *E. caesia*, *E. rossica*, *E. pseudagraria* и *E. korshinskyi*.

Подсекция *Esulae* Boiss., относящаяся к секции *Esula* Dumort., является одной из самых сложных таксономических групп в роде молочай (*Euphorbia* L.). Это связано как с ее относительной эволюционной молодостью, так и с широким распространением в ней процессов гибридизации.

Эта подсекция, как и весь род, недавно была обработана мною для территории Восточной Европы (европейская часть бывшего СССР) (Гельтман, 1996). Цель данной статьи — более подробное обоснование точки зрения на систематику отдельных таксонов, а также внесение некоторых дополнений, появившихся в результате недавно проведенных работ как в поле, так и в ходе обработки гербарного материала.

1. *Euphorbia esula* L. и *E. virgata* Waldst. et Kit.

Таксономический статус и объем *E. esula* L. и *E. virgata* Waldst. et Kit. активно обсуждались в литературе в последние десятилетия (Smith, Tutin, 1968; Новиков, Тихомиров, 1987; Crompton et al., 1990; Molero, Rovira, 1992, и др.). Однако более или менее согласованная точка зрения не выработана; имеется по крайней мере три подхода: признание обоих таксонов в ранге вида (Hegi, 1925; Проханов, 1949, 1964; Excursionsflora, 1972), разграничение их как подвидов под теми или иными названиями (Smith, Tutin, 1968; Molero, Rovira, 1992) или даже сведéние *E. virgata* в синонимы *E. esula*, хотя бы и с некоторыми оговорками (Новиков, Тихомиров, 1987; Crompton et al., 1990).

Ситуация осложняется также некоторыми номенклатурными проблемами, связанными с употреблением названия *E. virgata* Waldst. et Kit. Оно было обнародовано в известном издании (Waldstein, Kitaibel, 1803—1805), часть которого, включающая в себя рисунок и описание *E. virgata*, вышла в свет в 1803 или 1804 г. (Stafleu, 1967). В октябре 1804 г. (Stafleu, 1967) было обнародовано название *E. virgata* Desf. (Desfontaines, 1804). Учитывая это, некоторые авторы считали *E. virgata* Waldst. et Kit. поздним омонимом и предлагали вместо него название *E. waldsteinii* (Soják) Czer. (Черепанов, 1981) или *E. waldsteinii* (Soják) Radcliffe-Smith (Radcliffe-Smith, 1981). Однако, поскольку нет однозначных сведений о том, что работа R. Desfontaines

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-11129).

(1804) вышла раньше, я считаю возможным следовать мнению К. С. Байкова (1994) и сохранить название *E. virgata* Waldst. et Kit. Так же сделано и в последней сводке С. К. Черепанова (1995).

E. esula был описан из Западной Европы («in Germania, Belgio, Gallia») в 1-м издании «Species Plantarum» (Linne, 1753). Диагноз вида («*Euphorbia* umbella miltifida, dichotoma, involucellis subcordatis, petalis subbicornibus, ramis sterilibus foliis uniformibus») почти дословно приведен из более ранней работы Линнея, посвященной молочаям (Linne, 1752). При первоописании также цитируются полиноминалы из других работ Линнея и иных авторов.

E. virgata был описан из Венгрии (Waldstein, Kitaibel, 1803—1805). В первоописании был отмечен ряд признаков, по которым он отличается от *E. esula*, хотя, как мне представляется, эти признаки и не являются основными при разграничении этих видов.

В XIX в. ботаники обычно признавали и достаточно хорошо различали рассматриваемые виды. Оба они вошли в обработку для «Flora Rossica» (Ledebour, 1850), классические работы E. Boissier (1866, 1879), сводку C. Nyman (1881) и большинство региональных европейских обработок. Создается впечатление, что вопрос о возможном объединении этих таксонов не возникал. К *E. esula* относили обычно растения с обратноланцетными листьями, наиболее широкими в верхней части, к *E. virgata* — с линейными или линейно-ланцетными листьями.

Мнение о необходимости объединения этих видов возникло у североамериканских авторов (Groh, 1935; ссылки на других авторов см.: Crompton et al., 1990). В европейской литературе эта объединительная тенденция нашла отражение в обработке для «Flora Europaea» (Smith, Tutin, 1968) и некоторых более поздних работах.

Анализ диагнозов, а также образцов из Гербария Линнея (LINN) позволяет согласиться с мнением C. Crompton с соавт. (1990), что Линней скорее всего не различал *E. esula* и *E. virgata* в их современном понимании. Экземпляр 630.62 (нумерация дана по каталогу S. Savage (1945)), который считается лектотипом *E. esula* (выбран Radcliffe-Smith (1985), цит. по: Crompton et al., 1989), имеет обратноланцетные листья, суженные к основанию. Именно такие растения традиционно рассматриваются как *E. esula* s. str. Однако экземпляры 630.85 и 630.91, которые в каталоге Savage (1945) не отнесены к какому-либо виду, явно принадлежат *E. virgata*, так как имеют листья с почти параллельными краями.

То, что после Линнея к *E. esula* стали относить растения с ланцетными или обратноланцетными листьями, скорее всего связано с тем, что Линней в синонимике этого вида цитировал ряд работ с рисунками, на которых были изображены именно такие растения (Molero, Rovira, 1992 : 158).

На основании подробного изучения гербарных материалов и некоторых наблюдений в природе я пришел к выводу о необходимости признания *E. esula* и *E. virgata* в качестве самостоятельных видов. В пользу этого свидетельствуют не только уже отмеченные морфологические различия в форме листьев (рис. 1), но и достаточно резкая экологическая определенность. *E. virgata* — это довольно обычное, преимущественно сорное растение, встречающееся вдоль дорог и в населенных пунктах, а на юге Восточной Европы — также и в посевах, иногда — на степных участках. *E. esula* значительно более редок и произрастает в более или менее естественных местообитаниях, причем они бывают несколько различными в разных частях ареала.

В северо-западных регионах Восточной Европы *E. esula* очень редок и приурочен в основном к побережью Балтийского моря. Здесь он отмечен на болотистых участках вблизи пос. Лахта в черте Санкт-Петербурга («окр. г. Ленинграда, болотистые кустарники у тропы из Старой Деревни в с. Каменку через Лахтинское болото, 22 VII 1959, Н. Цвелев» (LE)), в Эстонии («Auf einigen Grasplatze bei Nüggen, H. Grigenson, N 673/4» (LE)), в Латвии («окр. Риги, дюны с редкими соснами у берега Рижского залива близ ж.-д. ст. Слока, 12 VII 1992, Н. Цвелев, № 19» (LE)), в Калининградской обл. России («Königsberg, ad mare balticum, 20 VI 1875, C. Baenitz, N 2520» (S); «Ладушкинский р-н, берег залива Фриш-гаф, на морском песке, 11 VI 1950, Е. По-



Рис. 1. Верхняя часть растений *Euphorbia virgata* (*а*) и *E. esula* (*б*).

бедимова, № 507а» (LE)). Здесь *E. esula* занимает вполне определенную экологическую нишу, встречается на влажных песчаных участках или в низинных болотах на некотором удалении от берега.

При продвижении на юг и восток экологическая приуроченность *E. esula* несколько меняется. Он отмечен в пойме р. Оки в Рязанской и Владимирской областях («г. Касимов Рязанской губ., по берегу Оки, 9 IX 1915, М. Назаров, № 6972» (LE); «с. Ляхи Меленковского у. Владимирской губ., на лугу окской поймы, 24 V 1912, М. Назаров, № 1525» (LE); «Рязанская обл., Шиловский р-н, левый берег р. Оки близ с. Юшта, сухой песчаный склон, 7 VII 1972, В. Тихомиров» (MW)), а также в сходных условиях в Удмуртии по р. Каме (Каракулинский р-н) и в Белоруссии по р. Припяти («Мозырский р-н, луг против д. Седельники, 27 VI 1948, апоп.» (Гербарий Белорусского университета)). При дальнейшем продвижении на юг он переходит

на увлажненные степные участки (днища балок, поды и т. п.), которые обычно бывают несколько засоленными. Мне приходилось собирать *E. esula* в таких условиях на севере Николаевской обл. («окр. с. Новоалександровка в 18—20 км к юго-востоку от пгт Еланец, 14 VI 1984, Д. Гельтман, Н. Медведева, № 2071» (LE)). Интересен факт произрастания этого вида (что специально отмечено на гербарной этикетке) на почвах с близким залеганием грунтовых вод («Украина, Тульчинский окр. в 2—21/2 верстах от м. Песчанка (по дороге в с. Христище), поля на „мочажилах" (почвы с близким горизонтом воды), 9 VII 1929, М. Котов» (KW)).

Таким образом, необходимым условием произрастания *E. esula* является достаточное увлажнение, хотя сами «увлажненные местообитания» могут быть весьма различными. Следует отметить, что подобный переход от литоральных обитаний к пойменным и степным (или наоборот?) характерен и для ряда других видов, например *Centaurium littorale* (D. Turner) Gilmour и *C. pulchellum* (Sw.) Druce (Цвелев, 1978).

Все местообитания, на которых встречается *E. esula*, весьма уязвимы и подвержены влиянию человека, поэтому численность этого вида в последнее время заметно сокращается. По свидетельству Н. Н. Цвелева (личное сообщение), *E. esula* был весьма обычен на Лахтинском болоте 30—40 лет назад, в то время как сейчас отмечаются лишь единичные экземпляры. С этим, очевидно, связано и то, что, как отмечалось выше, вопрос об объединении *E. esula* и *E. virgata* возник у ботаников лишь во второй половине XX в., а в XIX—начале XX в. он не ставился. В то время *E. esula* отмечался в характерных для него местообитаниях, его морфологическая и экологическая определенность по сравнению с *E. virgata* была очевидной. Boissier (1866) характеризовал распространение *E. esula* как «in pratis et humidis Europae praeserim borealis et media...», а *E. virgata* — как «in pratis et ad vias...». Однако разрушение местообитаний *E. esula* привело к его исчезновению, а также к довольно широкому распространению гибрида *E.* × *pseudovirgata* (Schur) Soó (=*E. esula* × *E. virgata*), который характеризуется промежуточными признаками. Из-за всего этого действительно могло создаться впечатление, что данные таксоны близки и их целесообразно объединить.

В ряде работ *E. esula* приводился для азиатской части России, такой же точки зрения придерживается монограф сибирских молочаев Байков (1994). Следует отметить, что систематика сибирских представителей подсекции очень сложна, и для ее прояснения необходимы специальные исследования, причем преимущественно наблюдения в природе. По моему мнению, *E. esula* скорее всего не переходит Урал, хотя это сейчас и нельзя утверждать с полной уверенностью. Во всяком случае этот вид если и встречается в Сибири, то весьма редко. Сибирские представители подсекции, которые, по-видимому, представлены несколькими видами (иногда они объединяются в один вид под названием *E. discolor* Ledeb. (Проханов, 1949)), действительно бывают очень сходны с *E. esula*, но отличаются от него светло-зелеными (а не ярко-желтыми) листочками оберточки во время цветения, более тонкими листьями, меньшими размерами.

В заключение этого раздела привожу номенклатурные справки и краткие описания рассмотренных выше таксонов.

E. esula L. 1753, Sp. Pl.: 461. — *Tithymalus esula* (L.) Hill, 1768, Hort. Kew.: 172.4. — *Euphorbia esula* subsp. *esula*: A. R. Smith a. Tutin, 1968, Fl. Europ. 2 : 226, p. p.

Многолетнее травянистое растение. Стебель прямостоячий, 20—80 см выс. и 3—5 мм толщ., обычно с лучами общего соцветия и вегетативными веточками в пазухах верхних листьев. Стеблевые листья (3)4—7 см дл. и 0.7—1.3 см шир. (длина превышает ширину в 3—5(6) раз), обратнояйцевидные, обратноланцетные или обратнояйцевидно-эллиптические, постепенно суженные к основанию, на верхушке обычно закругленные. Листочки обертки эллиптические или яйцевидные. Верхушечное зонтиковидное соцветие из (6)7—11 лучей. Листочки оберточки 0.7—1 см дл. и 0.8—1.2 см шир., полукругло-почковидные, во время цветения желтые. Поверхность

плодов гладкая или слегка морщинистая, но без заметных выростов и бородавок. Семена 2—2.3 мм дл. и 1.4—1.7 мм шир., продолговатые или продолговато-яйцевидные, с придатком.

E. virgata Waldst. et Kit. 1803—1804, Pl. Rar. Hung. 2 : 176, tab. 162, non Desf. 1804. — *E. virgultosa* Klok. 1955, Фл. УРСР, 7 : 631, рис. 32. — *Tithymalus waldsteinii* Soják, 1972, Cas. Nar. Mus. (Praha), Odd. Prir. 140, 34 : 177. — *Euphorbia kitaibelii* Klok. et Dubovik, 1977, Нов. сист. высш., низш. раст. (Киев), 1976 : 108, nom. invalid. — *Tithymalus tommasinianus* (Bertol.) Soják subsp. *waldsteinii* (Soják) Soják, 1980, Čas. Nar. Mus. (Praha), Rada Přir. 148, 3-4 : 200. — *Euphorbia waldsteinii* (Soják) Czer. II 1981, Сосуд. раст. СССР: 216. — *E. waldsteinii* (Soják) A. Radcliffe-Smith, XI 1981, Kew Bull. 36, 2 : 216. — *E. esula* subsp. *tommasiniana* auct. non (Bertol.) Nyman: A. R. Smith a. Tutin, 1968, Fl. Europ. 2 : 226, p. max. p.

Многолетнее травянистое растение. Стебель прямостоячий, 30—80 см выс. и 3—5 мм толщ., обычно с лучами общего соцветия и вегетативными веточками в пазухах верхних листьев. Стеблевые листья (3)4—8 см дл. и 0.3—1 см шир. (длина превышает ширину в 6—15 раз), линейные, иногда линейно-ланцетные или линейно-эллиптические, в основании усеченные, на верхушке заостренные, редко — закругленные. Листочки обертки линейные, линейно-яйцевидные или линейно-эллиптические. Верхушечное зонтиковидное соцветие из (5)6—14 лучей. Листочки оберточки 0.4—1 см дл. и 0.6—1.6 см шир., закругленно-треугольные или полукругло-почковидные, во время цветения желтые. Поверхность плодов гладкая или слегка морщинистая, но без заметных выростов и бородавок. Семена 2—2.3 мм дл. и 1.4—1.7 мм шир., продолговатые или продолговато-яйцевидные, с придатком.

2. О видовой самостоятельности *E. kaleniczenkoi* Czern. и *E. tristis* Bess. ex Bieb.

E. kaleniczenkoi Czern. и *E. tristis* Bess. ex Bieb., несомненно, близки к *E. esula*. Во «Флоре СССР» (Проханов, 1949) они не были признаны, а восстановлены лишь во «Флоре УРСР» (Клоков, 1955). Специально их систематика ранее не анализировалась, чем и вызвана необходимость настоящей работы.

В отличие от *E. esula*, который встречается в степях лишь в достаточно специфических условиях (см. выше), *E. kaleniczenkoi* и *E. tristis* — настоящие степные и лугово-степные виды. Они могли произойти от *E. esula* в процессе аридизации климата и при переселении на более сухие местообитания.

Для *E. kaleniczenkoi*, как и для *E. esula*, характерны листья, суженные к основанию. Однако они значительно более узкие, 0.2—0.5(0.6) см, при длине 3—5 см, так что длина превышает ширину в 6—15 раз (рис. 2, *а*, *б*). Кроме того, у *E. kaleniczenkoi* обычно более мелкие листочки оберточки (как правило, не более 0.5 см дл. и 1 см шир.), хотя по этому признаку наблюдается некоторая изменчивость и его нельзя считать достаточно надежным. Кроме того, в отличие от *E. esula* и *E. virgata* среди *E. kaleniczenkoi* встречаются растения, опушенные короткими волосками.

Распространение *E. kaleniczenkoi* выяснено еще далеко не полностью. По-видимому, основная часть его ареала занимает центр и восток Украины, а также области Черноземного центра России. Северная граница проходит примерно через центральную часть Киевской, юг Черниговской и Сумской областей Украины, Курскую, Липецкую, Воронежскую и Саратовскую области России, наиболее восточная точка известна из западных районов Саратовской обл. («Аркадакский р-н, 5 км к северо-востоку от пос. Аркадак, степь на опушке байрачной дубравы, 23 VI 1994, А. Скворцов, В. Бочкин, Г. Клинкова» (МНА)). Однако в Нижегородской и Ульяновской областях отмечены растения, сходные с *E. kaleniczenkoi*, но более широколистные, возможно, давние гибриды с *E. rossica* (см. далее). В западных областях Украины *E. kaleniczenkoi* распространен реже, однако его вполне достоверные образцы извес-

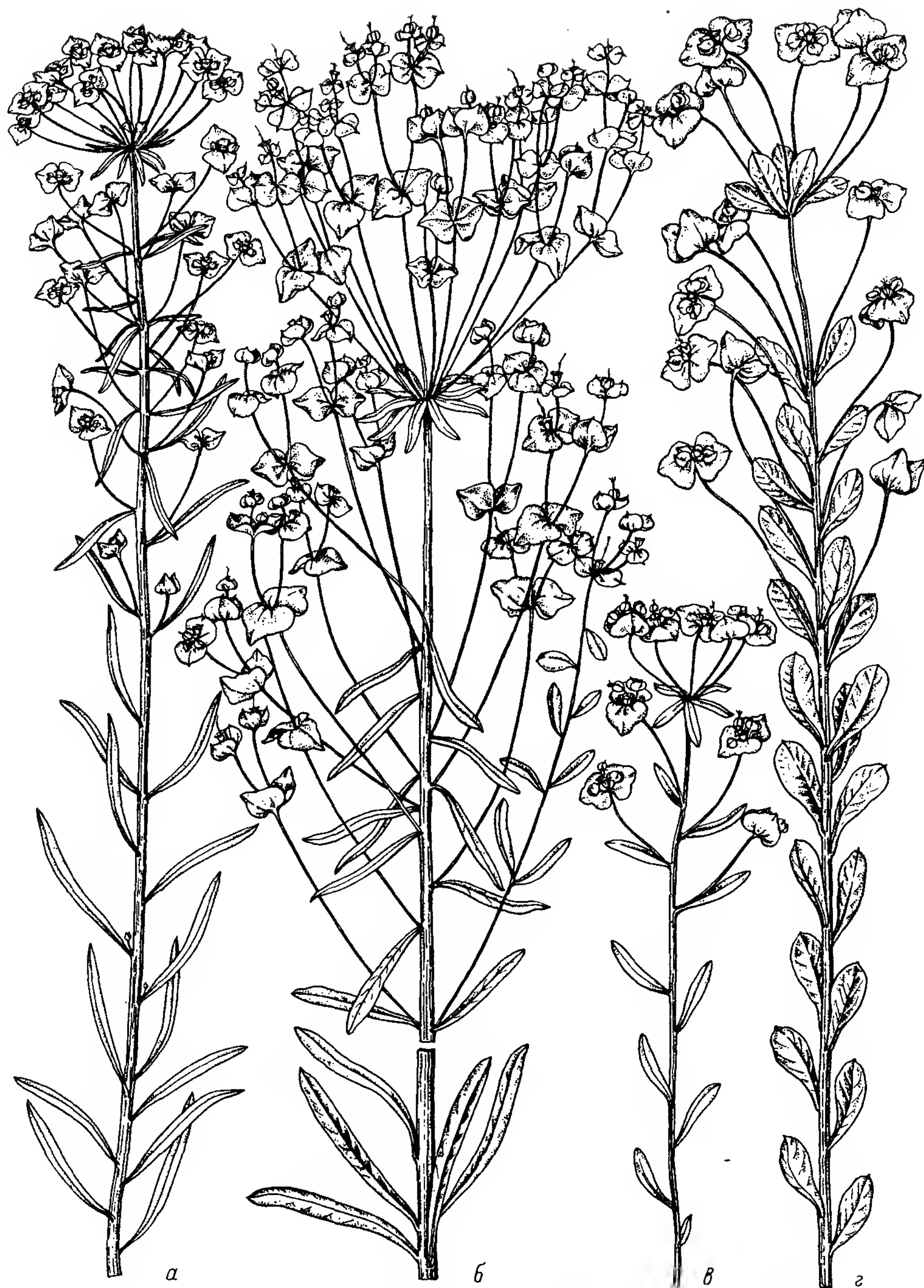


Рис. 2. Верхняя часть растений *Euphorbia kaleniczenkoi* (*а*, *б*), *E. subtilis* (*в*) и *E. tristis* (*г*).

ты из Львовской («Ostrowieć prope Horodenka, Błocki, 9 VII 1914» (LW)) и Черновицкой («Черновицкая обл., Кельменецкий р-н, 2 км на пн.-зх.-зх. від с. Грушів, 2 V 1992, А. Зеленчук» (LW)) областей. Здесь у его представителей нередко отмечаются несколько более широкие листья, создается впечатление, что он гибридизирует с *E. esula* или *E. tristis*. Кроме того, *E. kaleniczenkoi* отмечен в нескольких местонахождениях в Молдавии. Встречается он также и в Польше («Люблинская губ., Ново-Александровский у., песчаный берег р. Вислы бл. г. Ново-Александровска, 14 V 1908, С. Ганешин» (LE); «okolice Krakowa, A. Rehman» (LWS)), где, по-видимому, и находится западный предел его распространения. Южная граница ареала не вполне выяснена, но представляется, что она примерно совпадает с южной границей луговых степей.

E. tristis отличается от *E. esula* и *E. kaleniczenkoi* более короткими листьями, обычно до 3 см дл., резко суженными к основанию (рис. 2, *г*). Очень редко листья могут быть более крупными, до 5 см дл., однако и в этом случае их форма остается весьма характерной.

Распространен *E. tristis* на правобережной Украине (по отношению к Днепру), но в основном — на Подольской возвышенности. Видимо, он связан с карбонатными почвами, о чем свидетельствуют записи на гербарных этикетках. Так, этот вид — характерный компонент растительности Толтров (Медоборов) — известняковых холмов и гряд, являющихся остатками барьерных рифов древнего моря. Как уже указывалось, этот вид, вероятно, гибридизирует с *E. kaleniczenkoi*, а также, возможно, и с *E. esula*. Было бы весьма желательно провести специальное дополнительное изучение его экологических особенностей и возможностей гибридизации.

Далее приведен ключ для определения видов, имеющих узкообратнояйцевидные или обратноланцетные листья, т. е. тех видов подсекции, которые предположительно могут быть отнесены к *E. esula*. В этот ключ также включен и *E. subtilis* Prokh. (рис. 2, *в*), здесь не рассмотренный, так как его видовая самостоятельность в настоящее время обычно не подвергается сомнению; тем не менее он не так уж редко определялся как *E. esula*.

1. Листья линейные, линейно-эллиптические, узко-обратнояйцевидные или узкоэллиптические, длина их превышает ширину в 5 раз и более. Растения голые или коротко опушенные . . . . 2.
\+ Листья обратнояйцевидные или обратноланцетные, длина их превышает ширину в 2.5—5(6) раз . . . . 3.
2. Стебель (15)20—60 см выс. и 2—3 мм толщ. Стеблевые листья узкообратнояйцевидные, светло-зеленые, листочки оберточек во время цветения желтые или желто-зеленые, достаточно резко отличаются по цвету от стеблевых листьев. Верхушечное общее соцветие из (6)8—18 лучей . . . . *E. kaleniczenkoi*.
\+ Стебель (3)5—40 см выс. и 1—1.5 мм толщ. Стеблевые листья узколинейные, узкообратнояйцевидные или узкоэллиптические, серо-зеленые, листочки оберточек во время цветения такой же окраски, как и стеблевые листья, нередко с антоциановым оттенком. Верхушечное общее соцветие из 4—6(8) лучей . . . . *E. subtilis*.
3. Стеблевые листья обычно короткие, 3(5) см дл., длина превышает ширину в 2—3 раза, к основанию резко клиновидно суженные . . . . *E. tristis*.
\+ Стеблевые листья (2.5)4—8 см дл., длина превышает ширину в 3—6 раз, к основанию более или менее постепенно суженные . . . . *E. esula*.

3. Что такое *E. gmelinii*?

E. gmelinii был описан E. Steudel (1840), однако он лишь формально дал бинарное название виду И. Гмелина (Gmelin, 1749), описанному в форме полиноминала («Tithymalus foliis ad caulem oblonge ellipticis, sub floribus binis cordatis, umbella



Рис. 3. *Euphorbia gmelinii*.
Рисунок из «Flora Sibirica» (Gmelin, 1749).

multiplici, radiis ramiisque dichotomis») с Урала из района р. Исеть («in Isetensi provincia»).

К. Ф. Ледебур (Ledebour, 1850) не упоминал биноминал *E. gmelinii*, а полиноминал Гмелина отнес к синонимам *E. virgata*. Очевидно, именно поэтому данный таксон, насколько мне известно, не упоминался в работах ботаников второй половины XIX—начала XX в.

В ранге вида рассматриваемый таксон восстановил Я. И. Проханов (1933) под названием *Tithymalus gmelinii* (Steud.) Prokh. Он приводил его для Северного Казахстана, в основном Казахского мелкосопочника, не указывая, однако, общего распространения.

П. Н. Крылов (1935) во «Флоре Западной Сибири» также признавал *E. gmelinii* и понимал его очень широко, указывая не только для Западной Сибири, но практически и для всей Восточной Европы, Восточной Сибири, Дальнего Востока,

Монголии, Японии, Китая. Примерно так же рассматривал этот вид В. С. Говорухин (1937). *E. gmelinii* приводил и И. А. Перфильев (1936), который относил к его синонимам (правда, с сомнением) *E. borodinii* Sambuk и *E. latifolia* C. A. Mey.

Проханов (1949) во «Флоре СССР» признал *E. gmelinii* и к его синонимам отнес *E. rossica* P. Smirn., но понимал его не столь широко, как Крылов, отмечая этот таксон для юго-востока европейской части СССР и Западной Сибири (включая Северный Казахстан). Позже Проханов (1964) привел рассматриваемый вид как гибрид *E.* × *gmelinii* (=*E. discolor* Ledeb. × *E. microcarpa* Prokh.).

Неопределенность положения этого таксона побудила меня провести более внимательное его изучение. Надо отметить, что моя нынешняя точка зрения несколько отличается от высказанной ранее (Гельтман, 1996); эти изменения связаны с новой информацией, полученной летом 1995 г. в ходе изучения в природе среднеуральских представителей рода.

Изучение типа (типовой образец *E. gmelinii*, судя по всему, не был известен ранее и находился в основной коллекции Общего сектора Гербария БИН), оригинального диагноза и сопровождающего его рисунка (рис. 3), других гербарных образцов, а также наблюдения в природе привели к выводу, что *E. gmelinii* является скорее всего довольно узко локализованным уральским эндемиком и отличается продолговато-яйцевидными короткими (до 2.7 см дл.), довольно редко расположенными стеблевыми листьями, а также довольно длинными пазушными общими соцветиями (рис. 4). На сегодняшний день он известен мне всего лишь из пяти местонахождений: в Свердловской обл. — из р. Исеть (locus classicus) и из южных районов («с. Щелкун, Обросимовская гора, на скалах среди березняка, степной склон, К. Игошина, 4 VII 1954» (LE)), а также из Башкирии («Месягутовский кантон, лесной склон г. Ласьнтат, с. Лаклы, 29 VI 1928, Носков и Михайлов, № 334» (LE)) и Челябинской обл. («Slatoust, Basiner, N 190» (LE); «Саткинский р-н, склон горного увала к р. М. Сатке, липово-сосновый лес, 4 VII 1940, Л. Соколова» (LE)). Экология этого вида не вполне ясна, но по информации с гербарных этикеток можно заключить, что он встречается в лесах, очевидно, на остепненных полянах и опушках.

Среди видов рассматриваемой подсекции *E. gmelinii* наиболее близок, по-видимому, к *E. caesia* Kar. et Kir. (см. далее). Весьма вероятно, что он гибридизирует с другими видами подсекции, например с *E. korshinskyi* Geltm. Дальнейшее изучение *E. gmelinii* особенно в природе, было бы крайне желательно. В частности, необходимо выяснить, варьирует ли у него форма листьев и в каких пределах, получить больше данных о форме и размерах семян, а также о семенной продуктивности.

Далее приведено описание рассматриваемого вида на основании имеющихся у меня материалов.

E. gmelinii Steud. 1840, Nomencl. ed. 2, 1 : 612. — *Tithymalus* folii ad caulem oblonge ellipticis, sub floribus binis cordatis, umbella multiplici, radiis ramisque dichotomis Gmel. 1749, Fl. Sib.: 236.

Тип: «Prov. Iset» (LE!).

Многолетнее голое травянистое растение. Стебель прямостоячий, 30—45 см выс., с 5—10 довольно длинными лучами общего соцветия, 3—9 см дл., и очень редко с короткими вегетативными веточками в пазухах листьев. Стеблевые листья продолговато-яйцевидные, 2—3 см дл. и 0.5—0.8 см шир., в основании прямые или слегка закругленные, на верхушке коротко заостренные, довольно немногочисленные (6—8 листьев на верхних 15 см стебля). Форма листочков обертки почти полностью повторяет форму стеблевых листьев. Верхушечное общее соцветие из 6—8 лучей 5—9 см дл., каждый из которых 1 раз разветвлен на 2 в верхней трети. Листочки оберточки треугольно-почковидные или закругленно-треугольные, 0.6—1.2 см дл. и 1.2—1.8 см шир. Циатии с 4 полулунными нектарниками, имеющими короткие придатки («рожки») из ткани стенки циатия. Поверхность плодов гладкая или слегка морщинистая, но без выростов и бородавок. Семена продолговатые, около 1.6—2 мм дл. и 1.1—1.2 мм шир., с придатком.

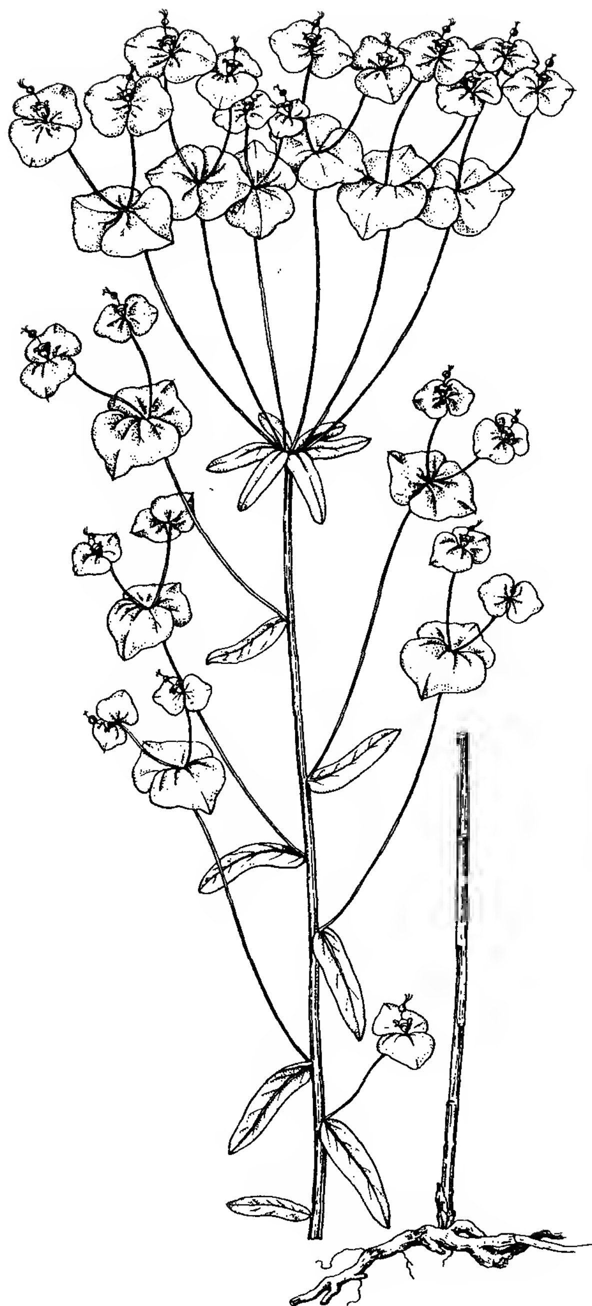


Рис. 4. *Euphorbia gmelinii*.

Рисунок по экземпляру: «Саткиискнй р-и, склон горного увала к р. М. Сатке, липово-сосновый лес, 4 VII 1940, Л. Соколова» (LE).

4. К систематике *E. caesia* Kar. et Kir.

E. caesia — небольшое растение (обычно до 40 см выс.) с линейными листьями (3)4—6 мм шир., по общему габитусу и форме листьев несколько напоминающее *E. virgata*, но отличающееся от него меньшими размерами и сизовато-серой (а не зеленой) окраской всего растения, в том числе и листочков оберточки, которые в период цветения не отличаются по окраске от стеблевых листьев. В последние 50 лет это название обычно относили к синонимам *E. subcordata* C. A. Mey. ex Ledeb. Такая точка зрения впервые была высказана Прохановым (1933) и затем приведена в других его работах (Проханов, 1941, 1949, 1953, 1964). Между тем внимательное изучение аутентичного материала показывает, что эти таксоны более целесообразно рассматривать как самостоятельные виды. *E. subcordata* вполне оправдывает свой видовой эпитет, так как имеет стеблевые листья с сердцевидным основанием, причем заметно расширенные в нижней части, почти стеблеобъемлющие; листья *E. caesia* практически линейные, с закругленным, лишь иногда слабо расширенным основанием (рис. 5).

Следует отметить, что ботаники XIX в. признавали и хорошо различали эти виды. Г. С. Карелин и И. А. Кириллов (Karelin, Kirilow, 1841), описавшие *E. caesia*, отличали его от ранее описанного *E. subcordata*. Различал эти виды и Ледебур во «Flora Rossica» (Ledebour, 1850).

E. subcordata s. str. имеет довольно ограниченное распространение на Алтае и в Джунгарии, заходит, по-видимому, также в отдельные районы Казахского мелкосопочника. *E. caesia* распространен значительно более широко. Основная часть его ареала охватывает равнинные районы Западной Сибири, Северный Казахстан, а также Алтай на территории России, Казахстана и Монголии; восточная граница пока не вполне ясна, очевидно лишь, что в Восточной Сибири он постепенно сменяется *E. karoi* Freyn.

На территории Восточной Европы *E. caesia* распространен в ее восточных районах. Наиболее обычен он в Башкирии, Оренбургской обл., а также в восточных

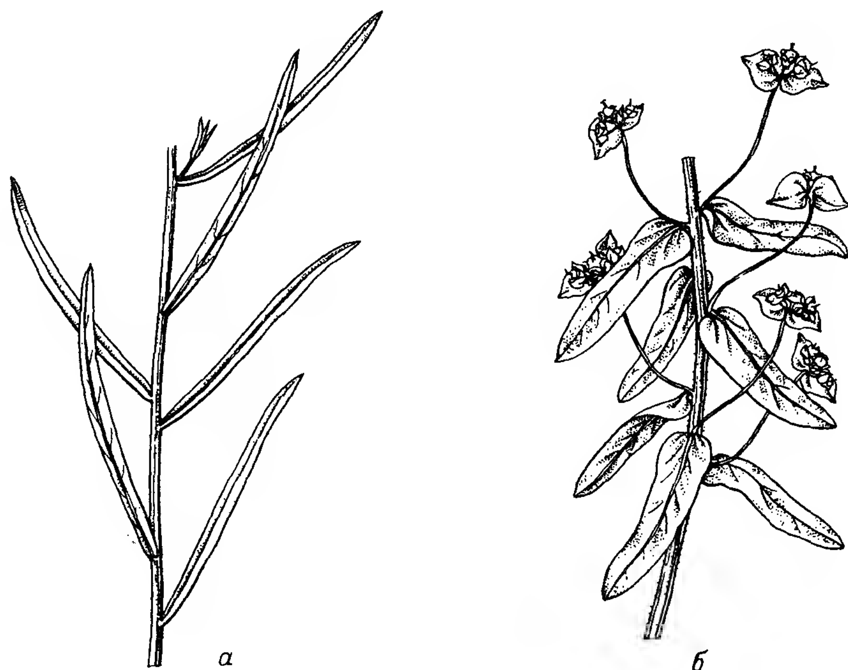


Рис. 5. Стеблевые листья *Euphorbia caesia* (*а*) и *E. subcordata* (*б*).

районах Татарстана, Самарской и Саратовской областей, приуроченных к Общему сырту и его отрогам. Самые западные местонахождения (по-видимому, реликтовые и достаточно изолированные от основного ареала) известны в Татарии («Gub. Kazan, dist. Tschistopol, между Новошешминском и с. Волчьей, на южном известняковом склоне по р. Волчьей, 31 V 1885, S. Korzchinsky» (LE)), Ульяновской обл. («пос. Новоульяновск, северная окраина, высокие открытые меловые склоны, южная экспозиция, 6 VI 1993, А. Скворцов» (МНА)), Саратовской обл. («Саратовская губ., Хвалынский у., Голицын, № 178» (LE); «Саратовский у., близ с. Рыбушки, мергельные обнажения, 6 VI 1919, Е. Коровин, М. Попов» (LE)) и связаны с возвышенностями по берегам р. Волги и ее притоков. Островные местонахождения *E. caesia* известны и в Пермской обл., где он встречается в составе реликтовых степных комплексов на выходах известняков («камнях», «горах»), обычно вдоль рек, но не в их поймах («Средний Урал, Кыновский завод, камень „Высокий", обнажения известняков, 27 VII 1939, К. Игошина» (LE); «г. Кунгур, высокий правый берег р. Сылвы, сложенный известняками («Ледяная гора»), вблизи комплекса „Сталактит", лугово-степные склоны, чередующиеся с сухими сосняками и выходами скал, на скалах, 30 VI 1955, D. Geltman, N 23» (LE); «правый берег р. Сылва между Кунгуром и Усть-Кишертью, камень „Ермак", открытые известняковые скалы, поросшие редким лесом, 28 VI 1995, D. Geltman, N 9» (LE)). Следует отметить, что изолированное положение этого вида в отмеченных местонахождениях наложило свой отпечаток и его образцы иногда имеют не вполне типичный облик; возможно, именно в этих местах он гибридизирует (или гибридизировал ранее) с другими видами подсекции. Например, многие образцы из окр. Хвалынска, в том числе и изданные в «Списке растений Гербария флоры СССР» (Проханов, 1953) под названием *E. subcordata*, имеют явные признаки гибридизации с *E. undulata* Bieb., а отдельные образцы из Пермской обл., вполне возможно, могли гибридизировать с *E. subtilis*, который встречается на сходных местообитаниях (см. далее).

E. caesia принадлежит к особой линии эволюции подсекции *Esulae*, связанной почти исключительно со степями, лесостепями и полупустынями. К этой линии можно отнести и *E. subtilis*, *E. leptocaula* Boiss., *E. undulata*, *E. sareptana* Beck., а также ряд других видов. Морфологически они довольно различны, но вместе с тем сходны по окраске (серо-зеленой, часто с антоциановым оттенком, причем окраска листочков оберточки во время цветения не отличается от окраски стеблевых листьев) и общему ксероморфному облику. Развиваются они весной и в начале лета, а со второй половины лета их очень легко пропустить при сборах.

5. Степные виды *E. rossica* P. Smirn. и *E. pseudagraria* P. Smirn.

E. rossica был описан П. А. Смирновым (Smirnov, 1929) из Сергачского р-на Нижегородской обл. Согласно авторскому диагнозу, этот вид относится к секции *Esula* и представляет собой невысокое сизоватое растение (стебли 10—15 см выс.) с довольно короткими и узкими (2.5—3(6) см дл. и 2—5(7) мм шир.) линейно-ланцетными или продолговато-ланцетными листьями; он близок к *E. esula*, но отличается от него размерами и общим габитусом, сероватыми и более толстыми листьями и листочками оберточки; произрастает на степных склонах. Позже *E. rossica* в 6-м издании «Флоры Средней России» П. Ф. Маевского (1933) был отмечен в примечании как таксон, очень близкий к *E. esula*; в «Определителе растений Горьковской области» (Аверкиев, 1938) он был признан как самостоятельный вид.

E. pseudagraria был описан также Смирновым (Smirnov, 1940) из верховьев р. Голубой (Волгоградская обл.). Автором описания он сближался с *E. agraria* Bieb. и *E. iberica* Boiss. Согласно оригинальному диагнозу, это растение 25—40(50) см выс., с листьями 2.5—4 см дл. и 9—12 мм шир. Признаков, отличающих его от *E. rossica*, Смирнов не указал.

Проханов (1941) в обработке молочаев Среднего Поволжья признал *E. pseudag-*

raria (как *Galarhoeus pseudagrarius* (P. Smirn.) Prokh.), отметив, что он независимо от Смирнова пришел к мнению о необходимости описания этого таксона. Во «Флоре СССР» Проханов (1949) признал *E. pseudagraria*, а *E. rossica* отнес к синонимам *E. gmelinii*, систематика которого уже была обсуждена выше.

Необходимость критического пересмотра этого комплекса связана с дискуссионностью статуса *E. rossica*, а также, как мне представляется, с не вполне точным указанием признаков, по которым эти таксоны отличаются от других видов подсекции *Esulae*.

В результате просмотра гербарных материалов я пришел к выводу, что *E. rossica* и *E. pseudagraria* заслуживают видового ранга, хотя они и весьма близки. Они относятся к той же «степной» линии эволюционного развития подсекции, что и *E. caesia* (см. выше). У обоих видов окраска всего растения сизо-зеленая, в том числе и листочков оберточки во время цветения; оба имеют сравнительно более ясно выраженный «суккулентный» облик: у листьев хорошо выражена средняя жилка, но боковые заметны слабее. Именно по этим признакам *E. pseudagraria* достаточно хорошо отличается от *E. iberica* и *E. borodinii* Sambuk, с которыми сходен по общему габитусу и форме листьев. Следует отметить, что Проханов (1949) отметил эти различия в описаниях таксонов, но в ключи вынес иные признаки, которые, на мой взгляд, не всегда применимы.

E. rossica сходен с *E. pseudagraria*, но вполне хорошо отличается от него меньшей высотой стебля (7—20(27) см) и достаточно короткими (1.5—2.7(3) см) и узкими (4—8(10) мм) эллиптическими листьями, в то время как у *E. pseudagraria* стебель (19)26—47 см выс., а листья эллиптические или яйцевидно-эллиптические, 3.5—6 см дл. и (8)10—17 мм шир.

E. rossica и *E. pseudagraria* — степные виды, распространены на юге и востоке европейской России, в западной части Западной Сибири и в Казахстане (*E. rossica*). Однако при внимательном изучении выявляется, что их ареалы и экологические ниши несколько различаются. *E. rossica* проникает дальше на север (до Нижегородской обл., Татарии и Удмуртии), а на юге известен из Воронежской, Тамбовской областей и из самых северных районов Саратовской обл.; он также встречается в изолированных фрагментах ареала в Оренбургской обл. и Семипалатинской обл. Казахстана. Судя по гербарным этикеткам, этот вид произрастает в основном в степях или на остепненных луговых склонах, обычно на черноземах. *E. pseudagraria* распространен главным образом в более южных районах Европейской России и, очевидно, приурочен к карбонатным почвам.

Оба рассматриваемых вида иногда гибридизируют с *E. virgata* и, возможно, с другими видами подсекции. В результате образуются промежуточные формы между этими видами: как правило, это более или менее широколистные растения с желтыми или желто-зелеными листочками оберточки во время цветения и довольно хорошо выраженными боковыми жилками. Иногда их бывает трудно отличить от *E. iberica* или *E. borodinii*. Следует также отметить, что распашка и фрагментация степей приводит к тому, что отдельные популяции *E. rossica* и *E. pseudagraria* оказываются изолированными, иногда гибридизируют с другими видами, так что в отдельных случаях их бывает нелегко определить. Впрочем, в той или иной мере это относится ко всем молочаям, приуроченным к степным местообитаниям.

6. *E. korshinskyi* Geltm. Некоторые замечания о представителях подсекции на Среднем Урале и в Предуралье

E. korshinskyi был описан мною со Среднего Урала (Гельтман, 1996) на основании изучения только гербарных образцов. Первоначально я считал, что к этому виду следует относить сизо-зеленые растения 30—45 см выс., с эллиптическими или обратнояйцевидными стеблевыми листьями 3—4 см дл. Представлялось, что *E. korshinskyi* — преимущественно степное растение.

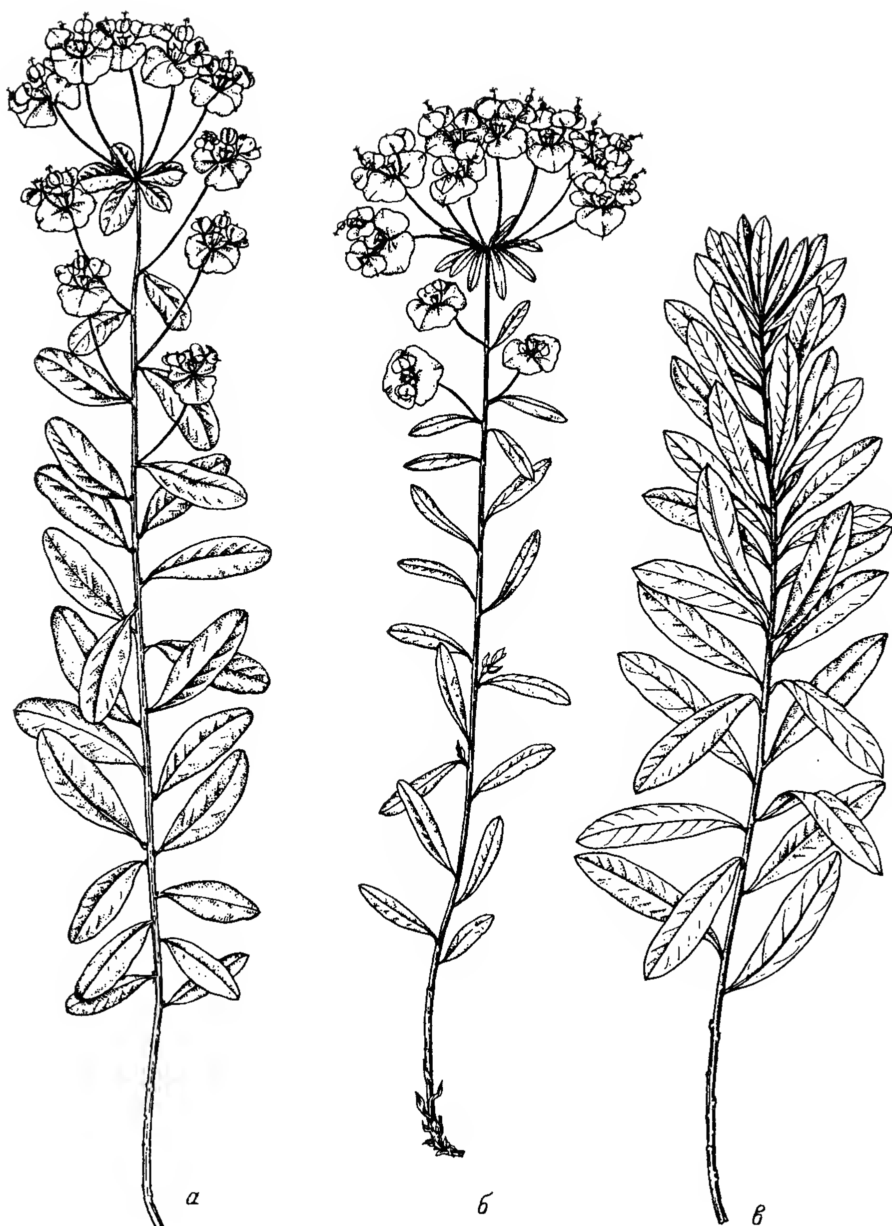


Рис. 6. *Euphorbia korshinskyi.*

а — растения с более крупными листьями, *б* — мелколистные особи, *в* — вегетативный побег.

Летом 1995 г., когда 9-й том «Флоры Восточной Европы» уже был подготовлен к печати, мне удалось провести полевые наблюдения в Пермской обл., которые несколько изменили представления об этом виде. Выяснилось, что у *E. korshinskyi* форма и размеры листьев варьируют в значительно большей степени, а экологически этот вид приурочен главным образом к поймам рек и лишь изредка выходит на степные местообитания. К этому виду следует относить растения, ранее определявшиеся мною как гибриды *E. borodinii* × *E. gmelinii*.

Далее приведено описание рассматриваемого вида.

E. korshinskyi Geltm. 1996, Фл. Вост. Европы, 9 : 281. — *E. esula* auct. non L.: Korsh. 1898, Tent. Fl. Ross. Orient.: 376, p. p. — *E. borodinii* × *E. gmelinii*, Гельтм. 1996, цит. соч. 9 : 286.

Тип: «Gubern. Perm, Kynowski savod, P. Krylov, n 579» (LE!).

Многолетнее голое или иногда коротко опушенное растение. Стебли 13—35 см выс., одиночные или многочисленные, чаще прямостоячие, иногда в основании восходящие, особенно у вегетативных побегов, обычно несущие 1—10 лучей общего соцветия 1.5—7.5 см дл. в пазухах верхних листьев, а ниже их — иногда 1—2 пазушные вегетативные веточки. Стеблевые листья 2—5.5 см дл. и 0.5—1 см шир., эллиптические, обратнояйцевидные или обратноланцетные, реже продолговато-эллиптические, на верхушке закругленные или коротко заостренные, в основании клиновидно суженные или закругленные, цельнокрайные или мелко хрящевато зубчатые в верхней части, нередко завернутые вниз по краю, с хорошо выраженной главной и заметными боковыми жилками. Размеры и форма листочков обертки повторяют форму и размеры самых верхних стеблевых листьев. Верхушечное общее зонтиковидное соцветие из 3—8 лучей 2.5—5 см дл., которые в верхней трети обычно 1 раз разветвлены на 2. Листочки оберточки во время цветения зеленоватые или сизо-зеленые, закругленно-треугольные или закругленно-ромбические, при первом разветвлении 0.6—1.2 см дл. и 0.8—1.4 см шир. Циатии с 4 полулунными придатками, имеющими короткие выросты-придатки («рожки») из ткани стенки циатия. Поверхность плодов гладкая или слегка морщинистая, но без выростов и бородавок. Семена продолговато-яйцевидные, у шва слегка гранистые, 2—2.1 мм дл. и 0.8 мм шир. (рис. 6).

E. korshinskyi довольно сильно изменчив, причем характер изменчивости в разных местонахождениях различен. Интересно, что в отдельных его популяциях на территории Пермской обл. (например, в пойме р. Чусовой в окр. пос. Кыновский Завод) достаточно ясно выявляется определенный диморфизм: растения с более крупными листьями (3.5—5 см дл.) и небольшим числом лучей верхушечного общего соцветия (3—5) (рис. 6, *а*), особи с более мелкими листьями (2—3 см дл.) и большим числом лучей (6—8) верхушечного общего соцветия (рис. 6, *б*).

Наиболее характерные места обитания *E. korshinskyi* — долины рек, особенно поймы. Иногда он выходит и на склоны долин, где встречается на луговых или остепненных участках, однако более или менее увлажненных: в оврагах, понижениях, достаточно затененных местах, у подножий склонов. Плодоносит довольно редко, иногда на значительном протяжении встречаются только вегетативные особи (рис. 6, *в*).

На территории Восточной Европы *E. korshinskyi* отмечен на Урале и в Предуралье (Пермская, Оренбургская области, Башкирия), а также в ее северных районах (Кировская, Архангельская области, Республика Коми); не вполне развитый экземпляр, но скорее всего относящийся к данному виду, известен из окр. г. Казань. Несомненно, *E. korshinskyi* заходит в Сибирь, более того, по-видимому, его основной ареал как раз и расположен в Сибири. Если рассматривать сибирские виды секции с обратнояйцевидными и эллиптическими листьями в широком смысле, объединяя их под названием *E. discolor* Ledeb., как это делал Проханов (1949), то и *E. korshinskyi* следовало бы отнести к его синонимам. Однако мне кажется, что понимание достаточно полиморфных сибирских представителей подсекции в узком смысле более оправдано. Чтобы разобраться в систематике этих таксонов, нужны специальные исследования, в том числе изучение их экологических особенностей (включая микроэкологические) непосредственно в природе. В пользу того, что это весьма важно, свидетельствуют мои наблюдения на Среднем Урале в отдельных районах Пермской обл.

Помимо *E. virgata*, встречающегося как сорное растение по всей Пермской обл., на ее территории также растут *E. borodinii* (редко), *E. subtilis*, *E. caesia* и *E. korshinskyi*. Последний вид, как уже указывалось, произрастает главным образом в поймах

рек. В то же время по известняковым обнажениям («зубцам», «камням») в долинах тех же рек встречаются *E. caesia* и *E. subtilis*. В частности, в районе пос. Кыновский Завод *E. caesia* растет на зубцевидных выходах известняков («камнях») по высокому берегу р. Чусовой, *E. korshinskyi* — у их подножий в пойме. Похожая ситуация наблюдается и в Кунгурском р-не на территории заказника «Предуралье». В окр. г. Кунгур встречаются *E. korshinskyi*, *E. caesia* и *E. subtilis*, где они растут по высоким берегам р. Сылвы, сложенным известняками («горам»), однако *E. caesia* и *E. subtilis* приурочены к более сухим местообитаниям (достаточно открытым склонам, сухим сосновым лесам), а *E. korshinskyi* — к относительно увлажненным (склонам оврагов, затененным участкам сосновых лесов). Поскольку *E. caesia* и *E. subtilis* приурочены к сходным условиям, они, очевидно, гибридизируют, так как многие особи имеют промежуточные признаки; по всей видимости, некоторая интрогрессия наблюдается и у *E. korshinskyi*.

Указанные различия можно выявить, как правило, только при изучении растений в природе, так как на гербарных этикетках обычно имеются достаточно общие указания типа «по известняковым склонам и скалам в долинах рек», при этом не учитывается, что у подножия склона может произрастать один вид, а на его вершине — другой. Это приводит и к тому, что на одном листе могут быть представлены образцы, принадлежащие разным видам.

Практически совместное произрастание 2 разных видов дает им возможность гибридизировать. Как уже отмечалось, такая гибридизация скорее всего имеет место как исключение, а не как правило. Очевидно, что между всеми отмеченными видами существуют какие-то изолирующие барьеры, так как, несмотря на известные трудности и в отдельных случаях на очевидные свидетельства явлений гибридизации, растения *Euphorbia* все-таки можно с достаточной уверенностью отнести к тому или иному виду.

Проникновение отмеченных видов на Средний Урал могло происходить в ходе миграций сибирского (*E. korshinskyi*) и степного (*E. caesia* и *E. subtilis*) флористических комплексов. Каждый из отмеченных видов закрепился в наиболее подходящих местообитаниях и время от времени гибридизирует с другими.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1938. 360 с.

Байков К. С. Положение сибирских видов в системе рода *Euphorbia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 6. С. 122—128.

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* — молочайные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 256—287.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937. 536 с.

Клоков М. В. Родина молочайнi — *Euphorbiaceae* // Флора УРСР. Київ, 1955. Т. 7. С. 114—176.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Вып. 8. Томск, 1935. С. 1819—2087.

Маевский П. Ф. Флора Средней России. 6-е изд. М.—Л., 1933. 759 с.

Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Семейство *Euphorbiaceae* — молочайные // Определитель растений Мещеры. М., 1987. Ч. 2. С. 7—8.

Перфильев И. А. Флора Северного края. Т. 2-3. Архангельск, 1936. 398 с.

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.—Л., 1933. 241 с.

Проханов Я. И. Молочай в Среднем Поволжье // Тр. Куйбышевск. бот. сада. 1941. Вып. 1. С. 3—77.

Проханов Я. И. Род молочай — *Euphorbia* // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.

Проханов Я. И. Euphorbia subcordata C. A. Mey. ex Ledeb. // Список растений Гербария флоры СССР. М.—Л., 1953. Т. 12. С. 130—131.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Нов. сист. высш. раст. 1964. С. 226—237.

Цвелев Н. Н. Род золототысячник — *Centaurium* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 59—63.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах ıвшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.
Boissier E. Euphorbiaceae — Euphorbieae // A. de Candolle. Prodromus systematis naturalis gni vegetabilis. Parisiis, 1866. Pars 15. Sect. 2. P. 3—188.
Boissier E. Flora Orientalis. Vol. 4. Geneva—Basileae, 1879. 1276 p.
Crompton C. W., Stahevitch A. E., Wojtas W. A. Morphometric studies of the *Euphorbia esula* oup (*Euphorbiaceae*) in North America // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 1978—1988.
Desfontaines R. L. Tableau de l'ecole de botanique du Museum d'histoire naturelle. Paris, 1804. 8 p.
Excursionsflora. Aufl. 6. Bd 2. Berlin, 1972. 612 S.
Gmelin J. G. Flora sibirica. Vol. 2. Petropoli, 1749. 240 p.
Groh H. Leafy spurge — *Euphorbia esula* or *virgata*? // Sci. Agric. 1935. Vol. 15. P. 701—703.
Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd 5. Teil 1. München, 1925. 674 S.
Karelin G., Kirilow J. Enumeratio plantarum anno 1840 in regionibus Altaicis et confinibus ıllectarum // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1841. T. 14. N 4. P. 703—770.
Ledebour C. F. Flora Rossica. Vol. 3. Stuttgartiae, 1850. Pt 10. P. 493—684.
Linne C. Species academicum, quo *Euphorbia* ejusque historia naturalis et medica exhibetur ... psaliae, 1752. 34 p.
Linne C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
Molero J., Rovira A. M. Euphorbia L. subsect. *Esula* (Boiss. in DC). Pax in the Iberian Peninsula. eaf surface, chromosome numbers and taxonomic treatment // Collect. Bot. (Barcelona). 1992. ol. 21. P. 121—181.
Nyman C. F. Conspectus florae Europaeae. Vol. 3. Orebro, 1881. P. 493—676.
Radcliffe-Smith A. New combinations in the genus *Euphorbia*, 3. // Kew Bull. 1981. Vol. 36. 2. P. 216.
Radcliffe-Smith A. Taxonomy of North American leafy spurge // Leafy spurge. Champaign, 1985. . 14—25.
Savage S. A catalogue of the Linnean herbarium. London, 1945. 225 p.
Smirnov P. Euphorbia rossica P. Smirnov // Rep. Spec. Nov. Reg. Veget. 1929. Bd 26. . 233—234.
Smirnov P. A. Plantarum novarum descriptiones. II // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1940. Т. 49. ып. 2. С. 85—88.
Smith A. R., Tutin T. G. Euphorbia L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 213—226.
Stafleu F. A. Taxonomic literature. Utrecht—Zug, 1967. 556 p.
Steudel E. T. Nomenclator botanicus. Vol. I. Pt 1. Stuttgartiae—Tubingae, 1840. 852 p.
Waldstein F. A., Kitaibel P. Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Vol. 2. 'ienna, 1803—1805. P. 105—222. T. 101—200.

Ботанический институт
м. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 II 1996

SUMMARY

Subsection *Esulae* is one of the most complicated taxonomic groups in the genus *Euphorbia* L. Especially this is true for the taxonomy of *E. esula* L. — *E. virgata* Waldst. et Kit. complex. It is ›roposed to treat both these taxa as separate species because of their morphological and ecological lifferences. While *E. virgata* is a common weed, *E. esula* is restricted mostly to natural habitats-vetlands near see shores and river banks as well as wet places in steppes. *E. tristis* Bess. ex Bieb. ınd *E. kaleniczenkoi* Czern. are also regarded as separate species. These taxa differ from each other ›y the leaf shape. While both are restricted to steppe habitats, they have some differences in the listribution and details of their ecological preferences. *E. gmelinii* has been treated in very different vays by various authors. This species is suggested to be an endemic of Urals, distinct enough to nerit the species rank. *E. caesia* Kar. et Kit., which usually has been regarded as a synonym of E. *subcordata* C. A. Mey. ex Ledeb. is also treated as a separate species. *E. rossica* P. Smirn. and E. *pseudagraria* P. Smirn. are regarded as a separate species. Being distributed in steppes of European Russia they have several differences in morphology, distribution, and, probably, in ecology. Additional information on *E. korshinskyi*, recently described by the author, is given. Other taxa distributed in Middle Urals are analyzed, including their possible hybridization patterns in connection with this species.

© Г. А. Лазьков

ОБЗОР РОДА *HERNIARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

G. A. LAZKOV. A SYNOPSIS OF THE GENUS *HERNIARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE CAUCASIAN FLORA

Приведен обзор рода *Herniaria* флоры Кавказа.

В работе приведен краткий обзор рода *Herniaria* L. флоры Кавказа. Указания на распространение видов на Кавказе даны по материалам Кавказского гербария (LE) и литературным данным в соответствии с ботанико-географическим районированием, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Общее распространение видов указано по последней монографии рода (Chaudhri, 1968). Цитация и синонимика даны сокращенно.

Herniaria L.

1753, Sp. Pl.: 218; id. 1954, Gen. Pl. ed. 5 : 103

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашелистиков 4 . . . . 1. *H. polygama* J. Gay.
— Чашелистиков 5 . . . . 2.
2. Пластинки молодых листьев голые, лишь по краю иногда с волосками . . . . . 3.
— Пластинки всех, реже только молодых листьев более или менее опушены хотя бы с одной стороны . . . . 4.
3. Однолетники; зрелая коробочка по длине превышает чашечку; рыльца пестика почти сидячие; чашелистики по краю голые, редко с малозаметными ресничками . . . . 2. *H. glabra* L.
— Многолетники; зрелая коробочка по длине не превышает чашечку; рыльца пестика на более или менее длинном столбике; чашелистики по краю с хорошо заметными ресничками . . . . 3. *H. caucasica* Rupr.
4. Чашелистики опушены неравными волосками, более короткими тонкими и более длинными толстыми; часть волосков крючковидно изогнута на конце . . . . 4. *H. cinerea* DC.
— Чашелистики опушены примерно равными по длине и толщине, не изогнутыми на концах волосками . . . . 5.
5. Многолетники; основание чашечки густо опушено . . . . 5. *H. incana* Lam.
— Однолетники; основание чашечки голое, редко с единичными волосками . . . . 6. *H. hirsuta* L.

1. *H. polygama* J. Gay, 1846—1847, in Duchartre, Rev. Bot. 2 : 371. — *H. euxina* Klok. 1947, Бот. журн. АН УРСР, 1-2 : 74.

Описан по гербарным материалам с Украины, из Западной Сибири и Китая (Джунгарии). Лектотип (Chaudhri, 1968 : 380): «Kioviae in Russia minori, Unio itiner, 1839, R. F. Hohenacker» (L, iso — LE!).

ЗП: З. Ставр.

Вост. Европа; Сев., Ср., Центр. Азия.

2. *H. glabra* L. 1953, Sp. Pl.: 218. — *H. suavis* Klok. 1947, Бот. журн. АН УРСР, 1-2 : 70.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Нах., Занг.; Т. Указан для ЦЗ: Лори (Шишкин, Аветисян,

1956 : 105); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гвинианидзе, 1978 : 213), Иорск.-Шек.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар. (Гроссгейм, 1945 : 226).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан), Ср., Центр. Азия.

3. *H. caucasica* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 15, 2 : 241. — *H. zervudachii* Hand.-Mazz. 1909, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 23 : 149.

Описан с Кавказа. Лектотип (Chaudhri, 1968 : 329): «Caucasus orient., Chewsuria et Pschawia, in m. Borbalo, 1500 m, 13 Sept. 1860, Ruprecht» (LE!).

ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах. Указан для ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Кубин.; ВЗ: Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1945 : 226); ЮЗЗ: Месх. (Гвинианидзе, 1978 : 214), Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т (Гроссгейм, 1945 : 226).

Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан), Сев., Ср. Азия.

4. *H. cinerea* DC. 1825, Fl. Fr. 6 : 375. — *H. hirsuta* subsp. *cinerea* (DC.) Coutinho, 1913, Fl. Port.: 202. — *H. hirsuta* auct. non L.: Мурав. 1936, Фл. СССР, 6 : 571, p. p., quoad syn. et ic.; Гроссг. 1936, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 226, p. p., quoad syn.; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 3 : 316, p. p., quoad syn.; Шишк., Аветисян, 1956, Фл. Арм. 2 : 105, p. p., quoad syn.

Описан из Франции.

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Атл., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия; Сев. Африка.

Примечание. Ранее данный вид отождествляли с *H. hirsuta* L., от которого он хорошо отличается опушенным основанием чашечки и неравными по длине и толщине, крючковато изогнутыми на конце волосками на чашелистиках.

5. *H. incana* Lam. 1879, Encycl. Meth. 3 : 124. — *H. besseri* Fisch. ex Hormen. 1819, Hort. Hafn. Suppl.: 127.

Описан из Франции.

ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1945 : 226).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия; Сев. Африка.

6. *H. hirsuta* L. 1953, Sp. Pl.: 218; Мурав. 1936, Фл. СССР, 6 : 571, p. p., excl. syn. et ic.; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 226, p. p., excl. syn. et ic.; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 3 : 316, p. p., excl. syn.; Шишк., Аветисян, 1956, Фл. Арм. 2 : 105, p. p., excl. syn.; Brummitt, 1967, Fl. Turk. 2 : 248, p. p., excl. syn.; Brummitt, Heywood, Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 183, p. p., quoad subsp. *hirsuta*.

Описан по гербарным материалам из Англии, Испании, Италии.

ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв.; ЮЗ: Нах.; Т. Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Уруп.-Теб.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1945 : 226). Многие указания сомнительны, часть из них, вероятно, относится к *H. incana*, часть — к *H. cinerea*.

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия; Сев. Африка.

Примечание. Рисунок во «Флоре СССР» (Муравьева, 1936 : 569) относится к *H. cinerea*, а во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1945 : 229) — к *H. incana*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гвинианидзе З. И. Herniaria L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1978. Т. 4. С. 212—216.
Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. 2-е изд. Баку, 1945. 321 с.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Муравьева О. А. Род Грыжник — *Herniaria* L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 566—572.
Шишкин Б. К., Аветисян Е. М. Herniaria L., Грыжник // Флора Армении. Ереван, 1956. Т. 2. С. 98—106.
Chaudhri M. N. A revision of the *Paronychiinae* // Meded. Bot. Mus. Utrecht. 1968. N 285. 440 p.

Биолого-почвенный институт
НАН Кыргызстана
Бишкек

Получено 11 III 1996

УДК 582.998(479)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *CIRSIUM* (*ASTERACEAE*) КАВКАЗА

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *CIRSIUM* SPECIES (*ASTERACEAE*)

Приведен список видов рода *Cirsium* Mill. с указанием синонимики, типов и географического распространения в соответствии с принятым для «Конспекта флоры Кавказа» стандартом.

В настоящей работе составлен список кавказских видов рода *Cirsium* Mill. по системе, принятой во «Флоре СССР» (Харадзе, 1963). Указание на распространение и типы даны по материалам Кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и по литературным данным, перечень которых приведен в библиографии. Цитация, синонимика и данные о географическом распространении даются в соответствии с ранее использованной формой (Меницкий, 1991а, б).

Cirsium Mill.

Sect. 1. *Caucasigena* Char.

Subsect. 1. *Aggregata* (Petr.) Char. 1975, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 31 : 28. — Sect. *Epitrachys* subsect. *Aggregata* Petr. 1912, Bibl. Bot. 78 : 6.

1. *C. aggregatum* Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2 : 737.
Описан из Западного Закавказья. Лектотип (Харадзе, 1953, in herb. LE): «Guria, Nordmann» (LE! Herb. Ledeb. 551.31).
ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.
Указан для СЗЗ, ЦК (Гроссгейм, 1934 : 180); ЮЗЗ: Месх. (Харадзе, 1952 : 490). Юго-Зап. Азия (Турция).

Subsect. 2. *Caucasigena*.

2. *C. gagnidzei* Char. 1963, Фл. СССР, 28 : 600, 71. — *C. longiflorum* Char. 1963, цит. соч.: 601, 71.
Описан из Западного Закавказья. Тип: «systema fluminis Mzymta ad fontes fl. Laura, 17 VII 1962, R. Gagnidze» (TBI).
ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.
Эндемик.

3. *C. caucasicum* (Adams) Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 38. — *Carduus caucasicus* Adams, 1805, in Weber u. Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 64. — *Cnicus horridus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 278, nom. illeg., non *Carduus horridus* Adams, 1805. — *Cirsium horridum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk.: 35, comb. invalid.; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 558.

Описан из Закавказья («in Iberia ad fluvium Aragus»). Лектотип (Харадзе, 1953, in herb. LE): «ad pagos Lars et Dariel Ossetiae et Ananur Georgiae, Adams» (LE!).

ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Месх., Араг.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 50); ЗЗ: Абх. (Гроссгейм, 1934 : 184), Рион.-Квир. (Харадзе, 1952 : 494).

Эндемик.

4. *C. chlorocomos* Somm. et Levier, 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 1 : 154. — ?*C. kemulariae* Char. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 112.

Описан по материалам из Абхазии и Западного Кавказа. Лектотип (Харадзе, 1953, in herb. LE): «Abkhasia, prope Svanetiae confinis. In jugo Djodissiik occ. ad arborum limites, 2300 m, 23 Aug. 1890 [Somm. et Levier]» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион.

Указан для ЗК: В.-Куб. (Гроссгейм, 1934 : 184; Харадзе, 1963 : 77; Галушко, 1980 : 218; Танфильев, Кононов, 1987 : 107); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1934 : 184; Харадзе, 1952 : 502, 1963 : 76).

Эндемик.

5. *C. adjaricum* Somm. er Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 20. — *C. noli-tangere* Somm. er Levier, 1895, 1. c.: 11. — *C. caucasicum* subsp. *cladophorum* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 38. — *C. puniceum* Soják, 1961, Nov. Bot. Prag.: 37.

Описан из Аджарии («in Adjaria in Anticaucaso occid.»).

ЗЗ: Адж.

Указан для ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1934 : 184).

Юго-Зап. Азия (Турция).

6. *C. abkhasicum* (Petr.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 184. — *C. osseticum* subsp. *abkhasicum* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 5. — *C. tsebeldinum* Woron. 1931, nom. nud. in sched. (Herb. Fl. Cauc. fasc. 11, 6, N 597), pro hybr. *C. lanceolatum* × *C. chlorocomos*.

Описан из Абхазии. Тип: «Transcaucasia: Abchasia, Atschavtschara, leg. N. Alboff» (TBI).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЗЗ: Абх.

Эндемик.

Примечание. *C. tsebeldinum* не имеет признаков предполагаемых автором родителей (во всяком случае *C. lanceolatum* (= *C. vulgare*)); от *C. chlorocomos* отличается значительно меньшим опушением корзинок, от типичного *C. abchasicum* — более слабым опушением листьев снизу. Скорее всего он является лишь разновидностью или формой последнего вида, как это и считала А. Л. Харадзе (1952 : 502).

7. *C. imereticum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 537.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «in montibus Imeretiae Caucasicae ad Ollismereti et Sekari inter Kutais et Achalziche 1200′—1800′ (Rupr.)» (G, iso — LE!).

ЗЗ: Абх., Рион.-Квир.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион., Адж. (Гроссгейм, 1934 : 184; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 64).

Эндемик.

8. *C. tricholoma* Fisch. et Mey. ex DC. 1837, Prodr. 6 : 637. — *C. dimorphum* Petr. ex Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 180, nom. invalid. (pro syn.). — *C. osseticum* subsp. *tricholoma* (DC.) Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 4, quoad nom.

Описан из Восточного Закавказья («in monte Sarial [errore „Darial"] Somchetiae ad rivulorum margines»). Тип — G; изотип: «Caucasus. Darial. Hohenacker» (LE!).

ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур., Мург.-Муровд.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1934 : 180), Нах. (Харадзе, 1961 : 408).

Эндемик.

9. *C. erythrolepis* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 41. — *Epitrachys erythrolepis* (C. Koch) C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 398.

Описан из Осетии. Тип — B (?); изотип (?): «in Ossetia legit C. Koch, 1836» (LE!).

ЦК: В. Кум., В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 217), Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1934 : 180).

Эндемик.

10. *C. sosnowskyi* Char. 1961, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 22 : 73; она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 488, descr. georg. — *C. fimbriatum* Somm. et Levier, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 251. — *C. osseticum* subsp. *tricholoma* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 4, non *C. tricholoma* DC. — *C. erythrolepis* auct. non C. Koch: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 180, p. p.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Имеретия, Накеральский хребет. Спуск к м. Ткибули от перевала, 24 IX 1937, Л. Кемулярия-Натадзе» (TBI).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЗЗ: Рион.-Квир. (Харадзе, 1952 : 488).

Эндемик.

11. *C. buschianum* Char. 1963, Фл. СССР, 28 : 602, 84; она же, 1952, Фл. Груз. 8 : 488, descr. geogr. — *C. tricholoma* var. *aciculare* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 11; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 180. — *C. osseticum* subsp. *erythrolepis* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 4, p. p., non *C. erythrolepis* C. Koch, 1843.

Описан из Центрального Закавказья. Тип: «Юго-Осетия. Эрмани. Лес на каменнике. Урочище Даельварс, 2000 м, 10 IX 1935, Е. и Н. Буш» (LE!).

ЦК: Малк.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

12. *C. osseticum* (Adams) Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 3. — *Carduus osseticus* Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 75. — *Cnicus fimbriatus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 276, nom illeg. — *Cirsium fimbriatum* (Bieb.) Spreng. 1826, Sys. Veg. 3 : 373, comb. illeg.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «in Ossetia ad fluvium Terek inter pagum Lars et fortalitium Darial» (?).

ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Сев., Мегр.-Зан.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион (Гроссгейм, 1934 : 180); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Харадзе, 1952 : 490); ВЗ: Ширв. (Харадзе, 1961 : 408).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

13. *C. fominii* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 23. — *C. tricholoma* auct. non DC.: Albov, 1895, Prodr. Fl. Colch.: 143.

Описан из Абхазии. Тип: «Transcaucasia, Abkhasia, leg. N. Alboff» (TBI).

ЗЗ: Абх.

Эндемик.

14. *C. caput-medusae* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 10.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Mestia in Svanetia libera» (FI?)

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЗК: Уруп-Теб., В.-Куб. (?) (Танфильев, Кононов, 1987 : 107); ЗЗ: Адж. (Харадзе, 1952 : 507).
Эндемик (?).

15. *C. czerkessicum* Char. 1963, Фл. СССР, 28 : 602, 72.
Описан из Западного Закавказья. Тип: «Guzeripl, trajectis „Aspidnyi", in declivitate m. Abago, 2000 m s. m., 12 VIII 1962, R. Gagnidze» (TBI).
ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Туап.-Адл.
Эндемик.

Sect. 2. *Epitrachys* DC.

Subsect. 1. *Lanceolata* Petr.

16. *C. vulgare* (Savi) Ten. 1835, Fl. Nap. 5 : 209. — *Carduus vulgaris* Savi, 1798, Fl. Pis. 2 : 241. — *C. lanceolatus* L. 1753, Sp. Pl.: 821. — *Cirsium lanceolatum* (L.) Scop. 1772, Fl. Carn. ed. 2, 2 : 130, non Hill, 1770.
Описан из Италии.
ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Севан.; Т.
Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 213); всех районов Грузии и Азербайджана (Харадзе, 1952 : 497, 1961 : 394); ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан. (Аревшатян, 1995 : 296).
Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср. и Центр. Азия; Сев. и Центр. Америка.

Subsect. 2. *Congesta* Petr.

17. *C. congestum* Fisch. et Mey. ex DC. 1837, Prodr. 6 : 641. — *C. consanguineum* DC., 1837, l. c.: 641.
Описан из Северо-Западного Ирана. Тип: «in glareosis ad pagum Pere. distr. Khoi prov. Aberbeischan Persiae (pl. Szov. ined. Fisch. et Mey.)» (G?, iso (Szovits N 599) — LE!).
ЮЗ: Дар., Нах., Мегр.-Зан.
Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия.

18. *C. sorocephalum* Fisch. et Mey. 1835, Ind. Sem. Horti Petrop. 2 : 33.
Описан из Талыша. Тип: «in locis lapidosis montium Talusch, n 2542, Hohenacker». Т.
Юго-Зап. Азия (Иран, Афганистан).

Subsect. 3. *Bracteosa* Petr.

19. *C. strigosum* (Bieb.) Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 558. — *Carduus strigosus* Bieb. 1800, Beschr. Land. Casp. Meere: 194. — *Cnicus strigosus* (Bieb.) Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 277. — *Cirsium rigidum* auct. non DC.: Petr. 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 24 : 5, p. p.
Описан из Восточного Закавказья («e frequentissimis *Cardui* speciebus ubique in ruderatis campis et agris incultis occurit»). Лектотип (Харадзе, 1961 : 403, 1963 : 95): «circa opp. Schemachy lectus a. 1796 [Bieberstein]» (LE!).
ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.
Эндемик.

20. *C. rigidum* DC. 1837, Prodr. 6 : 640. — *Epatrachys rigida* (DC.) C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 400.
Описан из Центрального Закавказья. Тип: «ad fluv. Aragum circa Mzehet Iberiae legit Steven» (G?).

Указан для ЮЗЗ: Месх. (Харадзе, 1952 : 514); для Азербайджана и Армении (Davis, Parris, 1975 : 394).
Юго-Зап. Азия (Турция).

21. *C. bracteosum* DC. 1837, Prodr. 6 : 641.
Описан из Ирана. Тип: «in Persia, legit Belanger» (G?).
ЮЗ: Нах., Занг.
Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Ирак).

22. *C. aduncum* Fisch. et Mey. ex DC. 1837, Prodr. 6 : 636. — *C. fallax* Fisch. et Mey. 1838, in Hohen., Enum. Pl. Talysch: 280.
Описан из Восточного Закавказья. Тип: «in parte merid. montis Arekligeduk inter frutices, Karabagh, 17 aug. 1829, Szovits n 575» (G?, iso — LE!).
ВК: Кубин.; ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Севан., Дар.; Т.
Указан для ЮЗ: Ерев., Дар., Занг. (Гроссгейм, 1934 : 183; Аревшатян, 1995 : 296); Нах. (Харадзе, 1961 : 404, 1963 : 98).
Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Subsect. 4. *Armata* Char.

23. *C. arachnoideum* (Bieb.) Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 657. — *Cnicus arachnoideus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 277.
Описан из Центрального Кавказа («ad latera montis Beschtau et circa thermas Constantinomontanus»). Лектотип (Харадзе, 1963 : 110): «ad latera montis Beschtau [Bieberstein]» (LE!).
ЗП: З. Ставр.; ЦК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек.
Указан для ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Гроссгейм, 1934 : 183; Галушко, 1980 : 216).
Эндемик.

24. *C. euxinum* Char. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 108. — *C. arachnoideum* var. *incanum* Lipsky, 1897, в: Шмальг. Фл. Ср. Юж. Росс. 2 : 102. — *C. laniflorum* auct. non Bieb.: Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.: 482.
Описан из Северо-Западного Закавказья. Тип: «Черномор. Окр. Новороссийска, 18 VII 1891, В. Липский» (LE!).
СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл.
Эндемик.

25. *C. kosmelii* (Adams) Fisch. ex Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6 : 251. — *Carduus kosmelii* Adams, 1805, in Weber u. Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 66. — *Cnicus munitus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 279, nom. illeg.
Описан из Центрального Закавказья. Тип: «in Iberia circa Duschet et Tiflis» (?).
ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Адж.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.
Указан для ЮЗ: Дар., Занг. (Аревшатян, 1995 : 299).
Юго-Зап. Азия (Турция).

26. *C. anatolicum* (Petr.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 182, p. p. — *C. lappaceum* subsp. *anatolicum* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 12. — *C. laniflorum* var. *subnudum* DC. 1837, Prodr. 6 : 638. — *C. lappaceum* var. *microcephalum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 532. — *C. lappaceum* var. *linearilobum* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4, 1 : 158.
Описан из Турции («Asia minor: Armenia rossica et turcica, Carduchia, Paphlagonia, Lycaonia»). Лектотип (Davis, Parris, 1975 : 391): «Lycaonia, mons Anemas, reg. super., VIII 1845, Heldreich» (W).
ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ВЗ: Караб.; ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан. (Харадзе, 1961 : 400; Аревшатян, 1995 : 299).
Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

27. *C. lappaceum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 558. — *Carduus lappaceus* Bieb. 1800, Beschr. Land. Casp. Meere: 193. — *Cnicus lappaceus* (Bieb.) Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 277. — *C. penicillatum* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 41.
Описан из Восточного Закавказья («hinc et inde in montibus altioribus»). Лектотип (Харадзе, 1961 : 399 et in herb. LE): «Ex montibus Schirwanensibus a. 1796 [Bieberstein]» (LE!).
ВК: Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.
Указан для ЗЗ: Адж.; ВЗ: Ширв. (Харадзе, 1952 : 500, 1961 : 399).
Юго-Зап. Азия (Турция).

28. *C. macrobotrys* (C. Koch) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 532. — *Epitrachys macrobotrys* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 399. — *C. lappaceum* var. *macrocephalum* Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2 : 729. — *C. macropterum* Grossh. 1949, Опр. раст. Кавк.: 483, sphalm. typogr.
Описан из Восточной Турции. Тип: «in Armenischen Hochlande, in den Gauen Gokssu und Chynys, C. Koch» (B?).
ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур.
Указан для ВЗ: Ширв.; Т (Гроссгейм, 1934 : 182; Харадзе, 1961 : 401).
Юго-зап. Азия (Турция, Иран)

29. *C. schelkownikowii* Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 44. — *C. laniflorum* var. *szowitsianum* DC. 1837, Prodr. 6 : 638. — *C. lappaceum* var. *subracemosum* Ledeb. 1846, Fl. Poss. 2 : 729. — *C. lappaceum* var. *tomentosum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 531. — *C. megricum* Char. 1963, Фл. СССР, 28 : 603, 104.
Описан из Восточного Закавказья. Лектотип (Харадзе, 1961 : 402, 1963 : 106): «Яйлаг Зинджерлы (2200 м) выше коч. Ала-ханчаллы Елисаветп. г. и у. 29 VII 1912, leg. A. Schelkovnikov» (iso — LE!).
ВЗ: Караб.; ЮЗ: Дар., Нах.
Указан для ЮЗ: Мегр.-Зан. (Аревшатян, 1995 : 299); Т (Харадзе, 1961 : 402).
Юго-Зап. Азия (Иран, Афганистан).

30. *C. macrosephalum* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. Casp.: 70. — *C. horridum* var. *eriocephalum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 533. — *C. horridum* subsp. *prasinolepis* Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 47. — *C. prasinolepis* (Petr.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 181. — ?*C. tomentosum* auct. non C. A. Mey.: Trautv. 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 10, 1 : 118.
Описан из Восточного Кавказа. Тип: «inter fragmina schisti in alpe Tufandagh, d. 31 Julii 1830, n 171, C. A. Meyer» (LE!).
ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.
Указан для ВК: Ассо-Арг. (Очиаури, 1981 : 39); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Харадзе, 1961 : 396).
Эндемик.

31. *C. cephalotes* Boiss. 1845, Diagn. ser. 1, 6 : 102. — *C. horridum* DC. 1837, Prodr. 6 : 638, non *Carduus horridus* Adams, 1805, nec *Cnicus horridus* Bieb. (quoad typum et plantas). — *Cirsium tomentosum* Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 181, p. p., non C. A. Mey. 1831. — *C. munitum* auct. non Bieb.: Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 12, p. p.; id. 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 16 : 255, p. p.
Описан из Турции. Тип: «in Armenia prope Erzeroum, Aucher 3525» (G?).
ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.
Указан для ЗЗ: Абх. (Харадзе, 1952 : 500).
Юго-Зап. Азия (Турция).

32. *C. pugnax* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 12. — *Carduus horridus* Adams, 1805, in Weber u. Mohr, Beitr. Naturk., nom confusum. — *Cnicus munitus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 279, nom. illeg., excl. typo, quoad plantas. — *Cirsium munitum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35, comb. illeg.; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 559; Davis et Parris, 1975, Fl. Turk. 5 : 386. — *C. munitum* var. *hypopolia* Trautv. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 448. — *C. horridum* (Adams) Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 19, nom. confus., non *C. horridum* (Bieb.) Fisch. 1812, comb. illeg.: Харадзе, 1952, Фл. Груз. 8 : 497; она же, 1961, Фл. Азерб. 8 : 397. — *C. horridum* subsp. *macrocephalum* Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 46, non *C. macrocephalum* C. A. Mey. 1831. — *C. macrocephalum* auct. non C. A. Mey.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 181, p. p.; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 483, p. p.

Описан из Западного Кавказа («Cauc. boreo-occid. Kuban, subalp.»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ.

Указан для ЗК: В.-Куб.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Галушко, 1980 : 215; Очиаури, 1981 : 39; Танфильев, Кононов, 1987 : 108); ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Харадзе, 1961 : 398).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Название *Cnicus horridus* Bieb. 1808 основано на типе *Carduus caucasicus* Adams, 1805 и является незаконным (автор не принял видовой эпитет раннего законного базионима); название *Cnicus munitus* Bieb. 1808 основано на типе *Carduus kosmelii* Adams, 1805 и также является незаконным согласно современному Кодексу ботанической номенклатуры. Вследствие этого все комбинации, основанные на вышеперечисленных видах Биберштейна, также являются незаконными (см. также: Черепанов, 1995 : 100), хотя едва ли можно их назвать в точном смысле излишними. Приоритетным законным базионимом для обсуждаемого вида является *Carduus horridus* Adams, 1805, а законной комбинацией в роде *Cirsium* — *C. horridum* (Adams) Petr. Но, поскольку эпитет «horridum» стал причиной разного толкования вида и создавшейся номенклатурной путаницы, мы предлагаем его отвергнуть как nomen confusum.

33. *C. balkharicum* Char. 1961, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 69.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «Балкария. Верховья реки Черека Безенгийского. По дороге к леднику Безенги. В субальпийском поясе, 12 VIII 1957, А. Харадзе, Л. Хинтибидзе, И. Лачашвили, Д. Очиаури» (TBI).

ЦК: Малк.

Указан для ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 218).

Эндемик.

34. *C. argillosum* Petr. ex Char. 1958, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 20 : 50; Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.: 485, descr. ross.

Описан из Восточного Кавказа. Тип: «Azerbajdzania, distr. Khizi, in declivibus argilloso-gypsaceis sec. flum. Mutnjanka prope pag. Alty-Agatsch, alt. 1200 m supra mare, 13 VIII 1938, V. Petrov et Cl. Kadyscheva» (BAK).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ВЗ: Ширв.

Эндемик.

35. *C. tomentosum* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. Casp.: 69. — *C. munitum* var. *tomentosum* (C. A. Mey.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 533. — *C. horridum* var. *tomentosum* (C. A. Mey.) Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 48, p. p. — *C. horridum* subsp. *isophyllum* (Petr.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 181; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 183.

Описан из Восточного Кавказа («in regione alpina Caucasi orientalis (alt. 1400—1500 hexap.)». Лектотип (Харадзе, 1953, in herb. LE): «in alpibus versus m. Schachdagh et Tufandagh d. 30, 31 Julii m. 1830 [C. A. Meyer]» (LE!).

ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 219); ВЗ: Ширв. (Харадзе, 1961 : 397).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

36. *C. daghestanicum* Char. 1961, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 22 : 68. — *C. ketzkhoveli* Char. 1961, l. c.: 66. — *C. tindaicum* Char. 1961, l. c.: 66.

Описан из Дагестана. Тип: «Бассейн реки Самур. Южный склон хребта Гашелк, обращенный к левому берегу реки Самур. Зимние пастбища сел. Лучек среднегорной полосы по южным смытым крутым открытым склонам, 4 VIII 1939, А. Ахвердов» (TBI).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Эндемик.

Примечание. К этому виду мы относим формы, сходные с *C. tomentosum* с почти голыми корзинками и редким опушением листьев (голыми сверху или с обеих сторон).

Subsect. 5. *Lanceolata* Petr.

37. *C. ciliatum* (Murr.) Moench, 1802, Meth. Suppl.: 227. — *Carduus ciliatus* Murr. 1784, Comm. Gott.: 35.

Описан по садовым экземплярам неизвестного происхождения, выращенным в Геттингене.

ЗП; ВП: Тер.-Сул.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.

Указан для всех районов Ставропольского края (Гроссгейм, 1934 : 179; Танфильев, Кононов, 1987 : 108; Воробьева, Кононов, 1991 : 120); всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 215); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. (Харадзе, 1952 : 509, но не приводится Гроссгеймом, 1934 : 179, Колаковским, 1982 : 39, Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 64); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Харадзе, 1952 : 509); Т (Гроссгейм, 1934 : 179); для всех районов Азербайджана (Харадзе, 1961 : 395).

Эндемик.

38. *C. szovitsii* (C. Koch) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 527. — *Epitrachys szovitsii* C. Koch, 1851, Linnaea, 24 : 397. — *Cirsium ciliatum* subsp. *szovitsii* (C. Koch) Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 40. — *C. ciliatum* var. *xantholepis* Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 2. — *C. ciliatum* auct. non (Murr.) Moench: Аревш. 1995, Фл. Арм. 9 : 290, p. p.

Описан из Закавказья («Karabagh»). Синтип: «Arekligeduk, 17 VIII 1829, Szovits» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. АХ., Араг.; ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1934 : 179; Аревшатян, 1995 : 290).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

39. *C. serrulatum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 557. — *Cnicus serrulatus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 275.

Описан из Крыма (*in Tauria ruderatis circa Sympheropolin*). Лектотип (Харадзе, 1969, in herb. LE): «ex Tauria a. 1804 [Bieberstein]» (LE).

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш.

Указан для всех районов Северного Кавказа, ЦЗ и ЮЗЗ (Гроссгейм, 1934 : 179, 1949 : 482).

Юго-Вост., Вост. Европа; Сев. Азия.

Sect. 3. *Lamyropsis* Char.

40. *C. sinuatum* (Trautv.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 546. — *Chamaepeuce sinuata* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 477. — *Cnicus cynaroides* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 280, non (Lam.) Willd. 1803. — *Cirsium cynaroides* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 559, non (Lam.) Spreng. 1826, nec *Carduus cynaroides* Lam. 1785.

Описан из Дагестана. Тип: «inter Kurach et Kro, leg. A. Becker, 1873, n 305» (LE!).

ЦК: Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Харадзе, 1952 : 515; Галушко, 1980 : 219); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт. (Харадзе, 1952 : 515, 1963 : 138); ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1934 : 187).

Эндемик.

Sect. 4. *Echenais* (Cass.) Petr.

41. *C. echinus* (Bieb.) Hand.-Mazz. 1909, Ann. Nat. Hofmus. Wien, 23 : 197. — *Carlina echinus* Bieb. 1800, Beschr. Land. Casp. Meere: 199. — *Cirsium scleranthum* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 559. — *Echenais carlinoides* Cass. 1819, Dict. Sci. Nat. 14 : 171.

Описан из Восточного Кавказа («hinc inde obvia in lapidosis sicis, imprimis ad rivorum margines in tractu montium inter Kubam et Schemachiam»). Лектотип (Харадзе, 1969, in herb. LE): «ex montibus Schirwanicis, a. 1796 [Bieberstein]» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1980 : 219); для всех районов Грузии и Азербайджана (Харадзе, 1952 : 511, 1961 : 406); ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1934 : 186).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Афганистан).

Sect. 5. *Cirsium*

Subsect. 1. *Montana* Char.

42. *C. kusnetzowianum* Somm. et Levier, 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 1 : 155. — *C. pseudopersonata* subsp. *kusnetzowianum* (Somm. et Levier) Petr. 1960, Mitt. Thuring. Bot. Gesellsch. 2, 1 : 33; Davis et Parris, 1975, Fl. Turk. 5 : 400.

Описан из Абхазии. Синтипы: «in Abhasia ad flumen Kliutsch, alt. 1300—1400 m, 26 Aug. et ad confinia Abhasiae et Swanetiae in jugo Djodissik, inter flumina Seken et Nenskra, alt. 2400—2500 m, 19 Aug. [1890, Sommier et Levier]» (FI?).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб. (Гроссгейм, 1934 : 189; Галушко, 1980 : 108); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1934 : 189; Харадзе, 1952 : 481).

Юго-Зап. Азия (Турция).

43. *C. oblongifolium* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 41.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «in tractu Radscha» (B?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1934 : 186; Харадзе, 1952 : 482; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985).

Эндемик.

44. *C. sychnosanthos* Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 7, 1-2 : 63.

Описан из Абхазии. Синтипы: «distr. Soci: in pascuis montis Riuchva, 26 VII 1912, G. Woronow (H. B. T. — G. Woronow, Iter Abchaz. 1912, n 10127); vallis fluminis Psitsa, secus amnem in regione sylvatica super., 30 VIII 1912, G. Woronow (H. B. T. — G. Woronow, Iter Abchaz. 1912, n 10128)» (TBI).

ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Харадзе, 1952 : 482, 1963 : 152).

Эндемик.

45. *C. hypoleucum* DC. 1837, Prodr. 6 : 645.

Описан из Западной Турции. Тип: «in monte Olympo, Aucher-Eloy, pl. exs. n 3376» (G?).

ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЮЗЗ: Месх. (Харадзе, 1952 : 483, 1963 : 155).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Subsect. 2. *Cirsium*

46. *C. dealbatum* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 560. — *Cnicus dealbatus* Bieb. 1811, in herb. LE. — *Cirsium heterophyllum* var. *dealbatum* (Bieb.) Schmalh. 1897, Фл. Ср. Южн. Росс. 2 : 104.

Описан из Центрального Кавказа. Тип: «in Caucaso septentrionali subalpino, circa acidulam Nartsana, Steven» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум.

Эндемик.

47. *C. canum* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 1 : 151. — *Carduus canus* L. 1767, Mant.: 108. — *C. biebersteinii* Char. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 112.

Описан из Австрии.

ВП: Тер.-Сул.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЮЗ: Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ЗП; ЗК: Бело-Лаб., В.-Куб.; ЦК: В. Тер. (Гроссгейм, 1934 : 187; Галушко, 1980 : 215; Танфильев, Кононов, 1987 : 108); ВК: (Дагестан: Харадзе, 1963 : 171).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран) Азия.

Subsect. 3. *Orthocentrum* (Cass.) Char.

48. *C. depilatum* Boiss. et Bal. in Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 543. — *C. hydrophiloides* Char. 1961, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 22 : 76. — *C. pubigerum* var. *glomeratum* (Freyn et Sint.) Davis et Parris, 1975, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 430. — *C. pubigerum* auct. non (Desf.) DC.: Petr. 1960, Mittel. Thuring. Bot. Gesellsch. 2, 1 : 26.

Описан из Турции. Тип: «in humidis subalpinis Ponti Lazici prope Djimil (Bal.)» (G?).

ЦК: Малк.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Харадзе, 1963 : 187; Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 50; Очиаури, 1981 : 39, quoad *C. hydrophilloides*); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1934 : 189).

Юго-Зап. Азия (Турция).

49. *C. svaneticum* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 20. — *C. leucopsis* var. *caucasicum* Somm. et Levier, 1895; l. c.: 20. — *C. leucopsis* auct. non DC.: Petr. 1960, Mitt. Thuring. Bot. Gesellsch. 2, 1 : 29, p. p.

Описан из Сванетии («Svanetia Dadianorum»).

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: Малк.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 219).

Эндемик.

50. *C. uliginosum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 555. — *Cnicus uliginosus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 274.

Описан из Центрального Кавказа («ad rivulorum margines, circa acidulam Narzana»). Лектотип (Харадзе, 1969, in herb. LE): «ex Caucaso cabardinico. Narzana a. 1804 [Bieberstein]» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.

Указан для ЦК: Малк., В. Тер. (Галушко, 1980 : 219; Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 51); ЗЗ: Инг.-Рион. (Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 65).

Эндемик.

51. *C. elbrusense* Somm. et Levier, 1895, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 2, 1 : 16. — *C. pubigerum* var. *elbrusense* (Somm. er Levier) Petr. Mitt. Thuring. Bot. Gesellsch. 2,

1 : 20, p. p. — *C. hygrophilum* auct. non Boiss.: Petr. 1914, Изв. Кавк. муз. 8, 1-2 : 69; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 185.

Описан из Западного Кавказа («Elbrus occid. subalp.»).

ЗК: В.-Куб.; ЦК: Малк.

Указан для ЗК: Уруп-Теб. (Воробьева, Кононов, 1991 : 120); ВК: Ассо-Арг. (Харадзе, 1952 : 485).

52. *C. albowianum* Somm. et Levier, 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 1 : 153. — *C. svaneticum* var. *albowianum* (Somm. er Levier) Char. 1952, Фл. Груз. 8 : 484.

Описан из Западного Кавказа. Тип: «in jugo Utbrizi, inter flumina Nakra et Nenskra Svanetiae Liberae, in regione silvatica superiore, 1900—2000 m, 19 Aug. [1890, Sommier et Levier]» (FI?).

Указан для ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1934 : 185; Харадзе, 1952 : 485, 1963 : 180).

Эндемик.

53. *C. subinerme* Fisch. et Mey. 1849, Mém. Acad. Sci. Pétersb. ser. 6, 6 : 55 (non vidi). — *C. elodes* var. *indivisum* DC. 1837, Prodr. 6 : 642. — *C. leucopsis* var. *indivisum* et var. *cinerascens* C. A. Mey. 1849, Cirs. Ruth.: 54. — *C. elodes* auct. non Bieb.: Davis et Parris, 1975, Fl. Turk. 5 : 407, p. p.; Аревш. 1995, Фл. Арм. 9 : 300.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «prope Dilischan, districtus Alexandropol. In locis humidiusculis ad margines sylvarum. Aug. 1845, leg. Frick» (LE!).

ЦК: ?В. Тер. («Военно-Грузинская дорога, 31 VII 1922, Р. Рожевиц и С. Горшкова»); ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг.; Т.

Указан для ЮЗ: Менг.-Зан. (Аревшатян, 1995 : 300, quoad *C. elodes*).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Ирак).

54. *C. rhabdotolepis* Petr. 1926, Вестн. Тифл. бот. сада, н. с. 2 : 49.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Distr. Novo-Bajazet; prope pagum Kyrch-Bulach, 6500′, 27 VII 1923, A. Grossheim et O. Sedelmeyer» (?).

Указан для ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1934 : 186); Севан. (Харадзе, 1963 : 197).

Эндемик (?).

55. *C. elodes* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 555, p. p. (excl. syn. *Serratula alata* S. G. Gmelin). — *Cnicus palustris* var. β Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 274. — *Cirsium setigerum* auct. non Ledeb.: Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.: 484; Харадзе, 1952, Фл. Груз. 8 : 487. — *C. alatum* auct. non (S. G. Gmel.) Bobr.: Аревшатян, 1995, Фл. Арм. 9 : 300.

Описан с Кавказа («in subhumidis ad Caucasum obvius»). Лектотип (Харадзе, 1961 : 410, 1963 : 191, 1969, in herb. LE): «*Cnicus palustris* varietas ... Circa opp. Schamachy lectus a. 1796 [Bieberstein]» (LE!).

ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан.

Указан для ВП (Галушко, 1980 : 213; Танфильев, Кононов, 1987 : 108); ЦК: В. Тер. (Галушко, 1980 : 213); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Нах. (Харадзе, 1952 : 487, 1961 : 410).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, сев. Ирак).

Примечание. Мы вслед за Харадзе типифицируем этот вид *Cnicus palustris* var. β Bieb., поскольку эта разновидность цитировалась в протологе вида, а при описании собственно *C. elodes* Биберштейн не дал ссылки ни на местообитание, ни на какой-либо гербарный образец.

В отношении степени опушенности листьев, вызывающей различное толкование этого вида (некоторые авторы считают, что к *C. elodes* должны относиться формы с густо опушенными снизу листьями), в диагнозе *Cnicus palustris* сказано: «Cn. foliis decurrentibus nudis dentatis...». В диагнозе разновидности не упоминается про опушение («foliis indivisis alisque caulis latioribus»). В описании *C. elodes* нет четкого указания на густоту опушения листьев, но они отнюдь не беловойлочные, как это пишут авторы обработки «Флоры Турции», в диагнозе указано: «C. foliis decurrentibus vage pubescentibus» (с рассеянно или неясно опушенными листьями); у лектотипа листья снизу почти голые.

56. *C. hydrophilum* Boiss. 1849, Diagn. ser. 1, 10 : 89.

Описан из Ирана. Синтипы: «in humidis montis Totschal prope Teheran, Kotschy n 691; in monte Elburs (errore „Elbrus") prope Passgala, Kotschy n 642» (G).

ВП: В. Ставр.; ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Subsect. 4. *Aciculata* Char.

57. *C. obvallatum* (Bieb.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 559. — *Cnicus obvallatus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 279.

Описан из Центрального Кавказа: «in herbidis subalpinis Caucasi; circa acidulam Narzana; versus cacumen montis Beschtau et in convallibus alpium ibericarum». Лектотип (Харадзе, 1961 : 412, 1969, in herb. LE): «ex Caucaso Cabardinico et Iberico [Bieberstein]» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг.

Указан для всех горных районов Северного Кавказа (Гроссгейм, 1934 : 186; Галушко, 1980 : 214); для всех районов Грузии и Азербайджана (Харадзе, 1952 : 512, 1961 : 412); для всех высокогорных районов Кавказа (Харадзе, 1963 : 199).

Юго-Зап. Азия (Турция, Сев. Иран).

58. *C. simplex* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. Casp.: 70.

Описан из Западного Кавказа («in pratis humidis alpinis Caucasi occidentalis (alt. 1200 hexap.))». Лектотип (Харадзе, 1969, in herb. LE): «in pratis alpinis (alt. 7000 ped.) humidis versus montem Elborus d. 13 Julii mensis 1829 [C. Meyer]» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Араг.

Указан для всех высокогорных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 214); всех районов Грузии (Харадзе, 1952 : 511); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1934 : 188): Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Образцы отличающегося от этого вида грязнобелыми или желтоватыми цветками и лопастными листьями *C. armenum* DC. 1837, Prodr. 6 : 647 отсутствуют в LE; Гроссгейм (1934 : 188) приводит его как *C. simplex* var. *armenum* (DC.) Boiss. только для Турции (Арарат).

Subsect. 5. *Acaulia* Petr.

59. *C. rhizocephalum* C. A. Mey. 1839, Verzeichn. Pfl. Cauc.: 70. — *C. esculentum* var. *caucasicum* C. A. Mey. 1949, Mém. Acad. Sci. Petersb. ser. 6, 6 : 46; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 188. — *C. esculentum* subsp. *caucasicum* (C. A. Mey.) Petr. 1912, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 1 : 45. — *Cnicus acaulis* auct. non (L.) Willd.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 280. — *Cirsium esculentum* auct. non (Siev.) C. A. Mey.: Аревш. 1995, Фл. Арм. 9 : 302.

Описан по материалам из Центрального и Восточного Кавказа («in alpibus caucasicis Kasbek, Tufandagh et Schachdagh (alt. 1200—1400 hexap.))». Лектотип (Харадзе, 1961 : 411): «in pratis alpinis versus montes Schachdagh et Tufandagh d. 31 Julii 1830, n 169 [C. A. Meyer]» (LE!).

1. Листья длиннолопастные или рассеченные . . . . 2.
— Листья выемчато-лопастные; бесстебельные растения или с невысокими (до 15 см дл.) стеблями . . . . var. *sinuatum*.
2. Стебли короче листьев или не развиты . . . . var. *rhizocephalum*.
— Стебли длиннее прикорневых листьев, иногда до 40—50 см дл. . . . . var. *caulescens*.

59а. *C. rhizocephalum* var. *rhizocephalum*

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для всех высокогорных районов северо-западной оконечности Кавказа от ЗЗ: Туап.-Адл. до ВК: Ман.-Самур. (Галушко, 1980 : 214); для всех высокогорных районов Грузии и Азербайджана (кроме

Талыша) (Харадзе, 1952 : 513, 1961 : 411); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1934 : 188); для всех горных районов Кавказа (Харадзе, 1963 : 204).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Афганистан).

59b. *C. rhizocephalum* var. *caulescens* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 542. — *C. grumosum* Fisch et Mey., *C. frickii* Fisch. et Mey. 1849, in C. A. Mey. Mém. Acad. Sci. Pétersb. 6 ser. 6 : 47, 48. — *C. esculentum* var. *caucasicum* f. *caulescens* (Boiss.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. изд. 1, 4 : 188.

Описан из Закавказья. Тип: «in Caucaso australi cum forma typica (Rupr.)» (G?).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Арат.; ЮЗ: Севан., Дар.

Юго-Зап. Азия (Турция).

59c. *C. rhizocephalum* var. *sinuatum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 542, excl. syn. *C. frickii* Fisch. et Mey. — *C. rhizocephalum* subsp. *sinuatum* (Boiss.) Davis et Parris, 1975, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 430. — *C. sinuatum* Boiss. et Kotschy in herb. (Pl. Exs a. 1859).

Описан из Турции. Лектотип (Davis, Parris, 1975 : 430): «in Armeniae Turcicae alpinis Alischeri Khan inter Trapezuntem et Baiburt, 6200′ (Ky. Suppl. 631)» (G?).

Указан для ЮЗЗ: Арат. (Boissier, 1875 : 542; syntypus «in monte Alagos Armeniae Rossicae»).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 6. *Cephalonoplos* (Neck.) DC.

60. *C. arvense* (L.) Scop. 1772, Fl. Carniol. ed. 2, 2 : 126. — *Serratula arvensis* L. 1753, Sp. Pl.: 820.

Описан из Швеции.

ВП; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для всех районов Кавказа (Гроссгейм, 1934 : 177; Харадзе, 1961 : 413, 1963 : 214; Галушко, 1980 : 214).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. Азия; Сев. Америка.

61. *C. incanum* (S. G. Gmel.) Fisch. 1812, Cat. Jard. Gorenk. ed. 2 : 35; Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 561. — *Serratula* incana S. G. Gmel. 1770, Reise, 1 : 155. — *S. ciliata* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 267. — *Cirsium arvense* var. *incanum* (S. G. Gmel.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2 : 735. — *C. arvense* subsp. *vestitum* (Aschers. et Graebn.) Petr. 1913, in sched.; Davis et Parris, 1975, Fl. Turk. 5 : 410. — *C. arvense* subsp. *incanum* (S. G. Gmel.) Iljin, 1936, Фл. Юго-Вост. 6 : 408. — *C. arvense* auct. non (L.) Scop.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 552.

Описан из бассейна Нижнего Дона. Тип: S. G. Gmelin, 1770, Reise, 1 : 155, Pl. 36, 2.

ЗП; ВП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1934 : 178); для всех районов Кавказа (Харадзе, 1961 : 413, 1963 : 212; Галушко, 1980 : 216; Аревшатян, 1995 : 302).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия.

62. *C. setosum* (Willd.) Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 560; Bess. 1816, Cat. Horti Cremenec.: 39, nom. provis. — *Serratula setosa* Willd. 1803, Sp. Pl. 3 : 1664. — *Cnicus setosus* (Willd.) Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 2 : 172. — *Cirsium arvense* var. *setosum* (Willd.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2 : 735. — *C. arvense* subsp. *setosum* (Willd.) Iljin, 1936, Фл. Юго-Вост. 6 : 408. — *C. arvense* auct. non (Willd.) Bieb.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 552; Davis et Parris, 1975, Fl. Turk. 5 : 410.

Описан из Центральной Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум. (Кисловодск); Т.

Вост. Европа; Сев., Центр., Вост. Азия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аревшатян И. Г. Род 39. *Cirsium* Mill., Бодяк // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Т. 9. Koelz, 1995. С. 286—305.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника. Ставрополь, 1991. 136 с.

Гагнидзе Р. И., Кемулярия-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси, 1985. 148 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов-на-Дону, 1980. 328 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 1-е изд. Баку, 1934. 344 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Т. 2. 2-е изд. Тбилиси, 1982. 282 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа» // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1749—1764.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити—Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского района Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Харадзе А. Л. Род 831. *Cirsium* Adans. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 473—516.

Харадзе А. Л. Род 873. *Cirsium* Mill. emend. Scop. — Бодяк // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 390—414.

Харадзе А. Л. Род 1592. Бодяк — *Cirsium* Mill. emend Scop. // Флора СССР. М.—Л., 1963. Т. 28. С. 51—215.

Харадзе А. Л. Новые таксоны рода *Cirsium* Mill. флоры СССР // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1975. Вып. 31. С. 28—31.

Davis P. H., Parris B. S. 62. *Cirsium* Mill. // Flora of Turkey and East Aegean islands. Edinburg, 1975. Vol. 5. P. 370—412.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IV 1996

SUMMARY

The paper presents the critical survey of 62 Caucasian *Cirsium* species based on the study of herbarium collection of LE (St. Petersburg, Botanical Institute): their typification, synonimy, Caucasian and general distribution (with literature references).

УДК 582.594.2(597)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 9

© L. V. Averyanov

PAPHIOPEDILUM HELENAE (*ORCHIDACEAE*), A NEW SLIPPER ORCHID FROM THE NORTH VIETNAM

Л. В. АВЕРЬЯНОВ. *PAPHIOPEDILUM HELENAE* (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЙ ВИД БАШМАЧКА ИЗ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА

New orchid species — *Paphiopedilum helenae* was found in the North Vietnam (Prov. Cao Bang) near Chinese boundary. This rare species is associated in its distribution and ecology with open *Keteleeria davidiana* forests which are developed on tops of remnant karst table limestone mountains at 850—900 m alt.

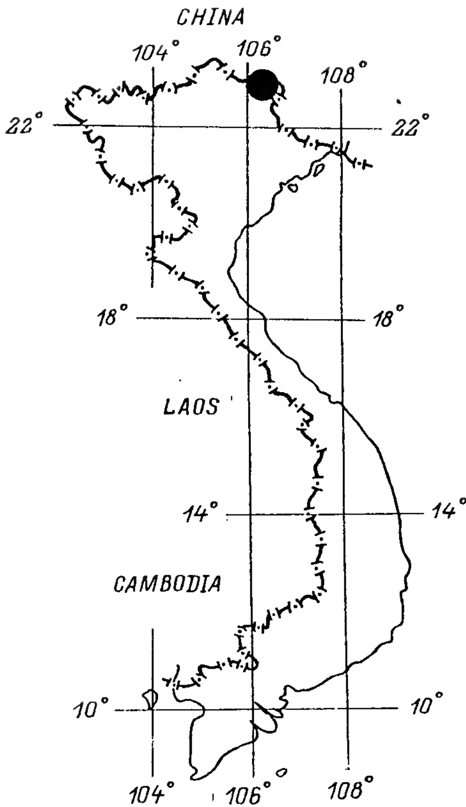


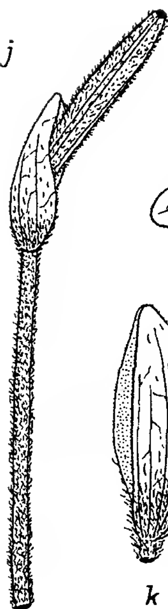
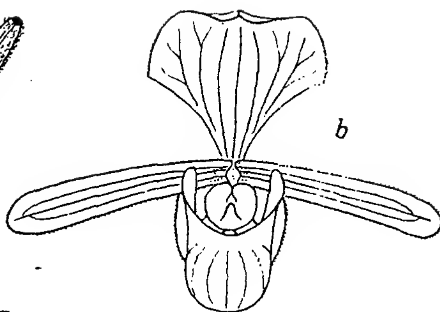
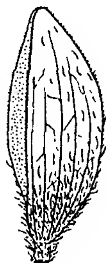
Fig. 1. Locality of studied *Paphiopedilum helenae* populations on the map of Vietnam.

Paphiopedilum Pfitz. is outstanding genus of the orchids. All its representatives are widely cultivated as ornamental plants all over the world and are used for the creation of a great number of excellent artificial hybrids with fine flowers and highly decorative vegetative appearance. The area of *Paphiopedilum* species distribution comprise mountain regions of tropical continental Asia, Malay Archipelago and spreads to the east, including Philippines, Sunda Isles and some islands of the eastern part of the Pacific Ocean (Bougainville and Solomon Islands). Besides of good recent monographs (Cribb, 1987; Braem, 1988) and a great interest to this genus of orchid specialists and horticulturalists, the world inventory of paphiopedilums do not still finished. *Paphiopedilum* is certainly a genus of tropical Asia origin. The center of its most richness, probably, lies on limestone regions of the South China and North Vietnam. 15 species of the genus (*Paphiopedilum armeniacum* S. C. Chen et Liu, *P. barbigerum* Tang et Wang, *P. chiwuanum* Tang et Wang, *P. concolor* (Lindl.) Pfitzer, *P. emersonii* Koopowitz et Cribb, *P. esquirolei* Schlechter, *P. gratrixianum* (Masters) Guillaum., *P. henryanum* Braem, *P. herrmannii* Fuchs et Reisinger, *P. hirsutissimum* (Lindl. ex Hook.f.) Stein, *P. jackii* Hua, *P. malipoense* Chen et Tsi, *P. micranthum* Tang et Wang, *P. parishii* (Reichenb.f.) Stein, *P. purpuratum* (Lindl.) Stein) which represent most infrageneric taxa are reported from this area now. It is noteworthy, that many regions of this mentioned area are still botanically unexplored. This is the cause why we may expect some more new findings there. This supposition is confirmed by recent discovery of three new exciting slipper orchids — *Paphiopedilum henryanum* (Braem, 1987), *P. jackii* (Hu Song Hua, 1995) and *P. herrmannii* (Fuchs, Reisinger, 1995) near Chinese-Vietnamese boundary. Like these mentioned plants our new *Paphiopedilum* species originates from the area of North Vietnam closely allied to China-Vietnamese boundary.

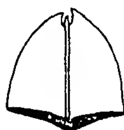
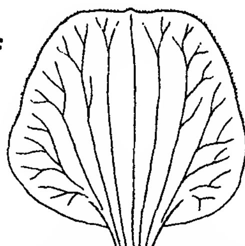
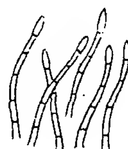
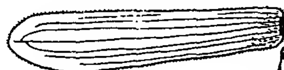
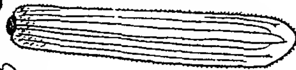
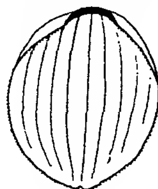
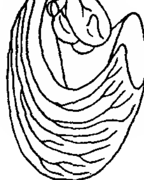
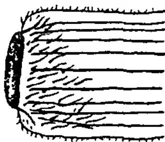
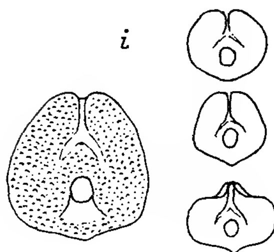
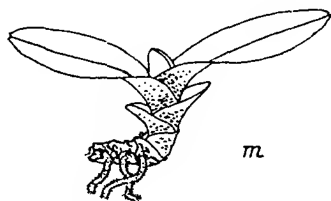
New unusual dwarf slipper orchid was found during international botanical Vietnamese expedition according to American Orchid Society exploration programme «Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums» in limestone mountain country of Cao Bang province (fig. 1). There are few doubts that this plant (which belongs to type section of the genus) represents a new species related to *Paphiopedilum barbigerum* Tang et Wang, endemical for Guizhou (Kweichow) province of South-East China. Description of this plant is given below.

Fig. 2. Paphiopedilum helenae.

a — flowering plant; *b* — flower, front view; *c* — median sepal; *d* — lateral petals; *e* — basal part of petal; *f* — hairs on the petal base; *g* — lip, side view; *h* — synsepalum; *i* — staminode, front view, most common form (large) and it variants; *j* — flower stalk, pedicel and ovary; *k* — flower bract; *l* — leaf and leaf apex; *m* — young plant.


j

b

k

a

l


c

f

d

d

h

g

e

i

m

Paphiopedilum helenae Aver. sp. nov.[1] A small dwarf epilitic herb. Leaves 3—4(5), stright or slightly bended, rigid, sometimes thick, subsucculent, very deep green with yellowish-white or pale green strip along margins above, pale green below, often with few fine violet-purple marks at the base, from ovale-lancetic to lancetic, obtuse and minutely tridentate at apex, (4)6—9(12) cm long, (1)1.2—1.6(2) cm wide. Inflorescence 1-flowered, suberect, horizontal or slightly hanging; peduncle 4—6.5 cm long, slender, shortly pubescent with black hairs; bracts ovate or elliptic, obtuse at apex, 0.8—1.2 cm long, 0.3—0.4 cm wide. Flowers 5—7 cm across; median sepals brightly yellow with white strip at the margin, ovale, subcircular or circular, slightly emarginate or obtuse at apex, 1.8—3.5 cm long, 1.5—3 cm wide; synsepalum white, ovate-elliptic, obtuse at apex, 1.5—2.5 cm long, 0.8—1.5 cm wide; petals brownish-orange with few longitudinal reddish-brown stripes and straight margins, ligulate or ligulate-spathulate, obtuse or truncate at apex, slightly haired or subglabrous at base, 2.5—3.5 cm long, 0.4—0.8 cm wide; lip glabrous on both surfaces, brownish-orange, sometimes slightly inflated at apex, 2—3 cm long, 1.5—2 cm wide; staminode usually circular, 0.7—0.8 cm long, 0.7—0.8 cm wide, papillose, with central hemispheric tooth; pedicell and ovary shortly pubescent with black hairs, 2—3.5 cm long (fig. 2).

Relationships. New specie differs from most related *Paphiopedilum barbigerum* Tang et Wang in subcircular form of staminode, straight (not undulate) petals, flower coloration and much minor size of the plant.

Affinitas. Species nova a *Paphiopedilo barbigero* Tang et Wang, cui maxime affinis est, staminodio suborbiculari vel plane orbiculari, petalis lateralibus margine rectis (nec undulatis), floris coloratione et plantae totius minutie differt.

Type: «N. Vietnam, Prov. Cao Bang, ...,[2] open Keteleeria davidiana forest on tops of remnant limestone mountains at 850—900 m alt. N CB 12, 21 Oct. 1995. Coll. L. Averyanov, N. T. Hiep and D. D. Huyen.» (LE — holo, iso; HN — iso).

Paphiopedilum helenae in the North Vietnam is associated ecologically with *Keteleeria davidiana* Beissner (*Pinaceae*) forests which cover the tops of remnant karst limestone table mountains. These mountains are built on flat walleys and have usually vertical slopes about 100—150 m in high. *Keteleeria davidiana*, distributed mainly in S. China, was founded in Vietnam by our expedition group at first. This rare species of gymnosperms forms in studied area the first stratum of unique rather open, monodominante forests which is presented by old (probably about 150—200 years old), knotty trees about 8—10 m high. Second stratum of these forests is formed by numerous kinds of trees around 6 m high. Most common in this stratum are *Ulmus* sp., *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc., *Quercus* sp., *Acer* sp., *Nageia fleuryi* (Hickel) Laubenf., *Pittosporum* sp., etc. The third forest level includes a number of small xeromorphic trees and shrubs such as *Pistacia weinmanifolia* Franch., *Schefflera pesavis* Viguier, *Campylotropis bonii* Schindler, *Maghonia* sp., *Rhapis* sp., etc. Some vines from genera *Jasminum* L. and *Dioscorea* L. usually present. Numerous epiphytic ferns and orchids occur there. Most common epiphytic orchids in these forests are: *Coelogyne fimbriata* Lindl., *Epigeneium amplum* (Lindl.) Summerhayes, *Rhynchostylis retusa* (L.) Blume. Very common also *Bulbophyllum affine* Lindl.?, *Cleisostoma rostratum* (Lindl.) Seidenf., *Cleisostoma* sp., *Dendrobium acinaciforme* Roxb., *Epigeneium chapaense* Gagnep., *Eria globulifera* Seidenf., *E. siamensis* Schlechter, *Eria* sp., *Gastrochilus* sp. nov., *Liparis mannii* Reichenb. f., *Liparis* sp., *Luisia morsei* Rolfe, *Malleola insectifera* (J. J. Smith) J. J Smith et Schlechter?, *Oberonia* sp. sp., *Pelatantheria insectifera* (Reichenb. f.) Ridl. Epiphytes in *Keteleeria* forests especially abundant on not tall (but old) trees of *Quercus* sp. Terrestrial forest undergrowth is

[1] For more than 20 years of orchid hunting I found at last new orchid enough wonderful for naming it after name of my wife — Mrs. Helen Averyanova who was always very helpful in my work.

[2] Exact data about locus classicus for new Paphiopedilum species are rare available in their protologues. Most commonly descriptions till now are based on living plants exported not officially without information about their origin. On other hand, lack of such information may at least partly prevent the wide commercial collecting of the rare plants that is an important factor of their extinction in the natural habitats. It is the last reason prompt us to conceal full information about geographical point of new species collecting.

presented by abundant epilitic orchids. Most numerous species here, are growing epilitically — *Bulbophyllum* sp. nov.?, *Coelogyne fimbriata*, *Coelogyne* sp., *Pholidota chinensis* Lindl., *P. rubra* Lindl., *Pholidota* sp., *Epigeneium amplum*, *Eria* sp. nov.? (*Eria coronaria* (Lindl.) Reichenb. f. aff.), *Dendrobium* sp. sp., *Cleisostoma paniculatum* (Ker-Gawl.) Garay, *Liparis mannii* Reichenb. f., and *Oberonia ensiformis* (J. E. Smith) Lindl.

Life conditions on the tops of highly developed karst limestone mountains are severe because of extreme drought. As a result many plants here including epiphitic and epilitic orchids bear xeromorphic features. The winter in the area is moderate and very dry, but summer is very hot and rainy.

All observed populations of *Paphiopedilum helenae* were situated on slightly shaded or open vertical ledges of northern exposition just above vertical mountain slopes at 850—900 m alt. Usually slippers grows in small narrow shelfes and in rock crevices often at the base of small trees or shrubs stems. Not rare however, slipper orchids may be seen just on not cracked vertical limestone walls when plant roots are appressed close to more or less smooth rock surface. Very poor fruit production in populations of *P. helenae* was observed in January 1996.

Being associated with *Keteleeria davidiana* forests *Paphiopedilum helenae* is one of the most rare vietnamese slipper orchids. Limestone mountain *Keteleeria forests* founded in Cao Bang province represent geographically very restricted and endangered plant association including besides new *Paphiopedilum*, numerous unique plant species of vietnamese flora. Being seriously disturbed by cutting and anthropogenic forest fires these forests greatly need timely protection. Slipper orchids are difficult for collecting on vertical cliffs, but anthropogenic forest fires (often resulted from cutting of the forests), often completely destroy habitats of *P. helenae* on tops of remnant limestone mountains. We have not observed any regeneration of *P. helenae* populations after forest fires.

New discovered species being presented by surprisingly miniature plants with large flowers, has good prospects for ornamental cultivation and producing of miniature slipper orchid hybrids.

The studies, results of which are presented in this paper, are supported in part by American Orchid Society (Grant programme «Exploration of endangered Vietnamese Paphiopedilums») and National Geographic Society of U.S.A. (Grant programme N 5094-93, «Highland flora of the South Vietnam»).

LITERATURE CITED

Braem G. J. Paphiopedilum henryanum, a new species from Indo-China // Schlechteriana. 1987. Bd 1. H. 1. S. 3—6.

Braem G. J. Paphiopedilum. A monograph of all tropical and subtropical Asiatic slipper-orchids. Hildesheim, 1988. 249 p.

Cribb P. The genus *Paphiopedilum* Kew, 1987. 222 p.

Fuchs F., Reisinger H. Paphiopedilum herrmannii Fuchs et Reisinger, eine neue Frauenschuhart aus Nord-Vietnam // Leinzer Biol. Beitr. 1995. Bd 27. H. 2. S. 1213—1215.

Hu Song Hua. Paphiopedilum jackii Hua spec. nov., eine neue Frauenschuhart aus China, subgenus *Brachipetalum*, section *Parvisepalum* // Die Orchidee. 1995. Bd 46. H. 3 (May/June). S. U4.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 5 IV 1996

РЕЗЮМЕ

Новый для науки вид башмачка — *Paphiopedilum helenae* — представлен миниатюрными крупноцветковыми растениями и филогенетически наиболее близок *P. barbigerum* Tang et Wang, эндемичному для юго-восточного Китая (Гуанси-Чжуанский автономный район). *P. helenae* отличается почти правильно округлым стаминодием, прямыми (не волнистыми) по краю боковыми листочками внутреннего круга околоцветника, окраской цветка и значительно более мелкими размерами растения. Описываемый вид (в свите целого ряда очень редких растений) экологически связан с лесами из *Keteleeria davidiana* Beissner (*Pinaceae*) — редчайшего вида голосеменных Южного Китая и Северного Вьетнама. Леса этого типа развиваются исключительно на вершинах древних столовых останцовых известняковых гор и имеют крайне ограниченное распространение. В настоящее время они стремительно разрушаются из-за вырубания и лесных пожаров.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.645) : 582.594.2

© И. В. Татаренко

TULOTIS FUSCESCENS (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА КУНАШИР

I. V. TATARENKO. *TULOTIS FUSCESCENS* (*ORCHIDACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF KUNASHIR ISLAND

Приведены данные о находке *Tulotis fuscescens* (*Orchidaceae*) — нового вида для флоры о-ва Кунашир (Сахалинская обл.).

Tulotis fuscescens (L.) Czer. — сибирско-восточноазиатский неморальный вид, характеризующийся относительно равномерным распределением по территории ареала и достаточно высокой численностью, что позволяет не вносить его в региональные сводки по редким растениям России. Вид также указан для о-ва Сахалин (Определитель..., 1974; Ворошилов, 1982) и Сахалинской обл. (Невский, 1935). Для Курильских о-вов *T. fuscescens* ранее не приводился.

Единственная цветущая особь *T. fuscescens* была обнаружена нами в августе 1995 г. на разнотравном лугу на склоне сопки в пос. Южно-Курильск. Установить присутствие молодых (нецветущих) растений было затруднительно из-за ряда сопутствующих видов орхидных (*Platanthera sachalinensis*, *P. extremiorientalis*, *Dactylorhiza aristata*) с похожими листьями и сходной экологией.

Собранный нами экземпляр находится в гербарии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW).

Исследование проведено при поддержке Фонда Джона и Катрин МакАртуров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.
Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 371 с.
Невский С. А. Сем. XXXVI. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589—730.

Московский педагогический государственный университет

Получено 27 II 1996

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 630*181.61 : 634*737

© В. Б. Гедых

ТРИ ПОДХОДА К ОЦЕНКЕ КОНФИГУРАЦИИ ЛИСТЬЕВ *VACCINIUM CORYMBOSUM* (*ERICACEAE*)

V. B. GEDYCH. THREE APPROACHES TO THE ESTIMATION OF LEAF CONFIGURATION IN *VACCINIUM CORYMBOSUM* (*ERICACEAE*)

Приведены описание транспортира для регистрации кривизны края листовой пластинки и результаты измерений листьев *Vaccinium corymbosum*.

Разнообразие листьев растений издавна привлекало внимание естествоиспытателей. И ныне интерес ботаников к этой извечной проблеме не ослабевает, поскольку форма и величина листовой пластинки предопределены генетически и опосредованы экологически. Эти признаки растений широко используются физиологами, морфологами и геоботаниками. Однако подавляющее число исследований посвящено определению площади листьев, тогда как их форма изучена в меньшей степени. Широко распространился метод измерения наибольших длины и ширины листовой пластинки, произведение величин которых на коэффициент редукции дает возможность приближенно оценить ее площадь (Mukerji et al., 1962; Гедых, 1973; Евдокимова, Жадова, 1983). Все больше сторонников идеи дополнить линейные измерения угловыми, вариация которых рассматривается как мера сходства и различия между сортами (Clark, 1941) и популяциями голубики (Gugnacka-Fiedor, 1992). Плавные кривые, отражающие гетерофилию в пределах побега ряда кустарничков (Гедых, 1987), основаны на признаках формы и величины листовой пластинки. Наметилась тенденция к формализации и приемам непосредственной оценки кривизны края листовой пластинки. Сопоставление трех вариантов измерения этого показателя и положено в основу настоящего сообщения.

Материал и методика

В июне 1994 г. с нескольких кустов голубики высокой *Vaccinium corymbosum* L., произрастающей на Гомельской ягодной плантации, взято более 200 листьев, они были тщательно оконтурены на миллиметровой бумаге и измерены специально разработанным транспортиром (рис. 1).

Транспортир выполнен из тонкой плексигласовой пластины в форме четырехсторонней фигуры, образованной из квадрата, верхняя сторона которой представляет собой дугу, описанную радиусом, равным нижней стороне фигуры (10 см) и проведенным из ее середины. Транспортир размечен системой рисок, в которую входят квадратные ячейки со стороной, равной 1 см; расходящиеся радиальные лучи, ограничивающие углы по 10°; дуги, описанные из середины нижней стороны транспортира радиусом 1, 2, 3 см; вспомогательные горизонтальные риски.

К разработке и изготовлению транспортира автора побудила оригинальная работа североамериканского исследователя J. Clark (1941), сконструировавшего любопытный лоток (bottom) для измерения листовых характеристик *V. corymbosum*. Пользуясь

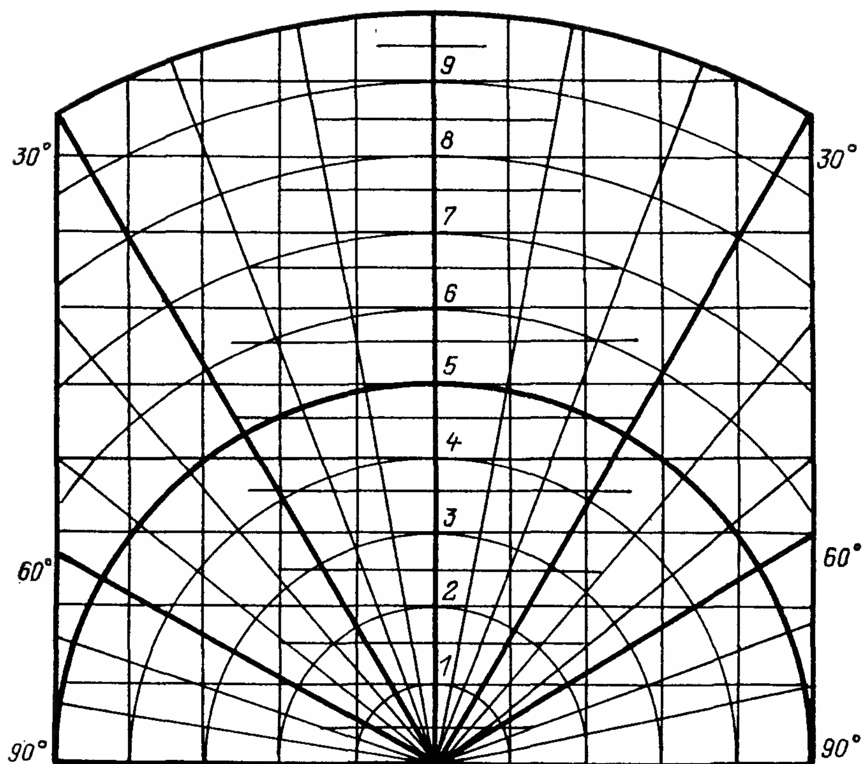


Рис. 1. Транспортир.

приведенным в этой статье рисунком, мы воспроизвели действующую модель, при работе с которой выявлен существенный недостаток метода измерения верхнего и нижнего листа голубики. Действительно, измерение этих углов, образованных двумя дугами краев листа, при произвольно выбираемой базе в половину или четверть дюйма едва ли можно считать корректной процедурой, даже если пользоваться шкалой тангенсов. Погрешность измерений с помощью прибора Кларка может превышать 10° и показалась нам неприемлемой, что и стимулировало создание более точного прибора.

Базируясь на разработанном транспортире, мы рискнули заняться поиском новых приемов регистрации очертаний листа, в результате чего появились метод подбора описывающего радиуса, метод радиалей и метод скользящей ширины.

Метод подбора описывающих радиусов включает в себя линейные и угловые измерения листа (или его контура) с использованием нашего транспортира. Для этого лист мысленно разбивают на квартили (рис. 2) и, налагая транспортир, для каждого квартиля измеряют высоту (h), длину (l), описывающий радиус (R) с углом его разворота (γ) и угол при вершине (α), как показано на схеме (рис. 3). Угол α определяется как образованный средней жилкой и касательной к дуге края листа. Площадь квартиля можно вычислить по формуле

$$S_q = \pi \ R^2 \gamma \ / \ 360 - l\,(R - h)\ /\ 2 = 0.00872\ R^2 \gamma - 0.5\ l\ (R - h).$$

Площадь листа равна сумме площадей квартилей: $S_f = \sum S_q$.

Метод радиалей включает в себя измерение транспортиром расстояний от основания листа до краевых точек листовой пластинки, задаваемых радиальными лучами с интервалом в 10°, начиная от средней жилки (рис. 4). Для левой и правой половинок листа получаются убывающие ряды радиалей, в которых заключены

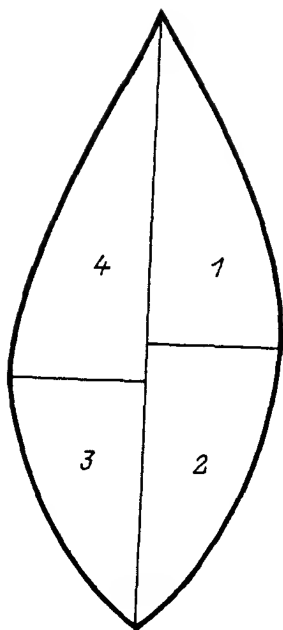


Рис. 2. Квартили листа (*1—4*).

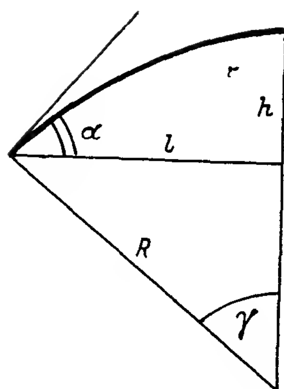


Рис. 3. Измеренне квартиля листа методом описывающего радиуса.

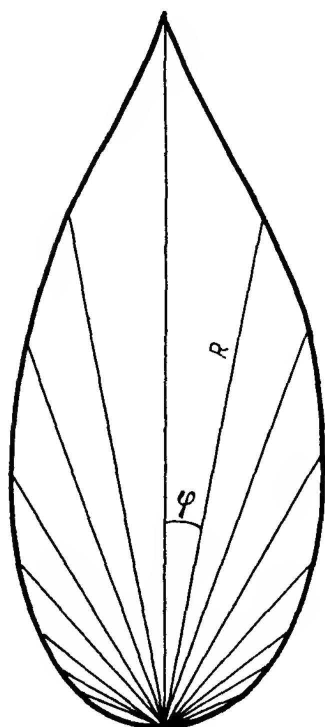


Рис. 4. Измерение листа методом радиалей.

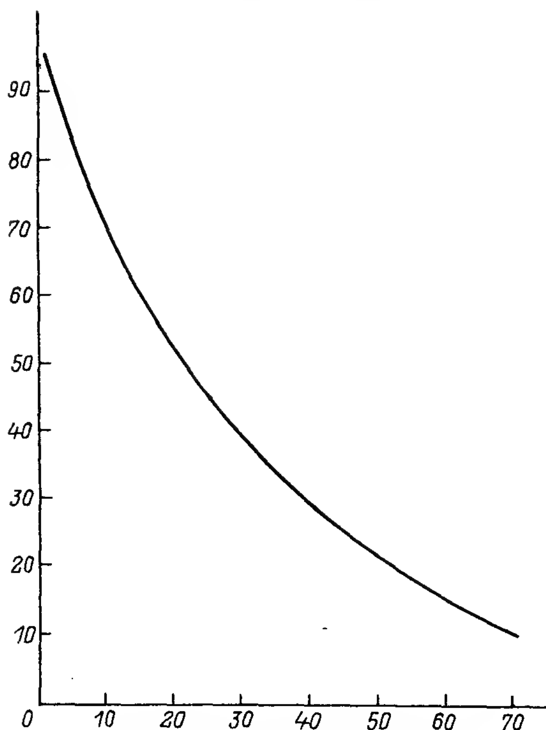


Рис. 5. Изменение радиалей в зависимости от угла измерения ($R = a_1 - a_2 \sqrt{\varphi}$).

По оси абсцисс — углы, град; по оси ординат — радиали, мм

ТАБЛИЦА 1

Ранжированный ряд результатов замеров листьев *Vaccinium corymbosum* методом описывающих радиусов

Высота (*h*), мм			Длина (*l*), мм					Радиус (*R*), мм				Угол разворота (γ), град				Угол α, град						Площадь *S*, мм²
1–2	*3–4*	*H*	*1*	*2*	*3*	*4*	*L*	*1*	*2*	*3*	*4*	*1*	*2*	*3*	*4*	*1*	*2*	*3*	*4*	в	н	
5	7	12	10	12	12	10	22	12	19	15	15	58	40	53	46	26	25	32	33	59	57	186
10	10	20	27	25	25	27	52	35	35	31	41	47	45	50	41	32	33	33	33	65	66	674
15	20	35	40	35	35	40	75	54	54	45	50	46	43	56	50	27	41	50	33	60	91	1849
20	27	47	40	49	49	40	89	50	60	52	44	53	57	62	65	50	44	55	43	93	99	2783
25	26	51	45	45	45	45	90	52	46	47	55	59	63	64	59	41	46	53	45	86	99	3139
30	26	56	55	46	46	55	101	70	50	55	70	50	66	56	52	46	42	38	31	77	80	3897

Примсчанис. *1–4* — квартили (рис. 1); *H* — ширина листа, *L* — длина листа; в — всрхний угол листовой пластинки, н — нижний угол.

ТАБЛИЦА 2

Связи между парами признаков листьев *Vaccinium corymbosum*

Коррелируюшис признаки	Квартили	$\bar{X} \pm m_{\bar{x}}$	$\bar{Y} \pm m_{\bar{x}}$	$\sigma_{\bar{x}}$	$\sigma_{\bar{y}}$	$t_{\bar{x}}$	$t_{\bar{y}}$	V_x, %	V_y, %	r_{xy}
R(*X*) и γ(*Y*)	*1*	35.19±1.26	50.83±0.98	12.64	8.78	27.84	51.98	35.91	19.24	−0.468
	2	34.84±1.15	50.50±0.96	11.54	9.58	30.20	59.72	33.09	18.96	−0.408
	3	33.85±1.13	40.66±0.75	11.28	7.49	30.00	54.29	33.33	18.42	−0.607
	4	36.59±1.32	43.32±1.00	13.18	10.01	27.76	43.27	37.03	23.11	−0.343
H(*X*) и *L*(*Y*)		24.47±0.98	50.79±1.60	9.81	16.04	24.95	31.67	40.08	31.38	+0.901
$\alpha_в$(*X*) и $\alpha_н$(*Y*)		72.48±1.07	79.34±1.43	10.67	14.28	67.88	55.61	14.71	17.98	+0.540

секторы с постоянным углом. Площадь сектора приближенно вычисляется по формуле треугольника:

$$S_s = 0.5\ R_i R_{i+1}\ \sin 10° = 0.868\ R_i\ R_{i+1}.$$

Площадь листа равна сумме площадей секторов: $S_f = \sum S_s$.

Метод скользящей ширины включает в себя периодические (например, с интервалом 5 мм) измерения ширины листа от основания к вершине. В этом случае легко определить площадь численным интегрированием по методу Симпсона (Шелест, 1989).

Результаты исследований и их обсуждение

Методом описывающих радиусов с помощью транспортира измерены 20 показателей каждого из 100 (n = 100) листьев *V. corymbosum*, взаимосвязи которых иллюстрирует ранжированная выборка (табл. 1).

Нетрудно заметить, что с увеличением размеров листьев описывающие радиусы изменяются в большей степени, чем углы разворота. У крупных листьев нижний угол несколько больше верхнего, тогда как у мелких они очень близки.

Весь массив данных этой серии измерений подвергнут статистическому анализу (табл. 2).

Описывающий радиус (R) и угол его разворота (γ) скоррелированы отрицательно, в то время как между длиной (l) и шириной (h) корреляция высокая и положительная, равно как и между верхним и нижним углами (α).

Данные по величине описывающих радиусов и углов разворота обработаны методом дисперсионного анализа (табл. 3).

Изменчивость описывающего радиуса и угла его разворота зависит от величины листа (65—75 %), а роль квартиля несущественна.

В поисках менее трудоемкого способа оценки формы листовой пластинки естественной показалась идея использовать транспортир в новой измерительной процедуре, где началом отсчета служат средняя жилка и основание листа. Фиксируются расстояния от основания листа до края листовой пластинки с интервалом в 10° начиная от средней вертикальной риски транспортира, вдоль которой ориентирована средняя жилка. Так был разработан метод радиалей, использованный нами для регистрации очертаний еще одной серии листьев голубики высокой (n = 129). Ранжированные фрагменты результатов замеров методом радиалей представлены в табл. 4.

Убывающие ряды радиалей хорошо отражают кривизну края листовой пластинки и удовлетворительно моделируются семейством модифицированных парабол 1-го порядка, где аргумент кодирован как $\sqrt{\varphi}$ (рис. 5).

Еще более универсальным кажется метод скользящей ширины, тоже реализуемый с помощью нашего транспортира. Как и метод радиалей, он в равной мере пригоден для оценки листьев как прямо на растении, так и уже отделенных. Шагом замера принят интервал 5 мм при движении вдоль средней жилки от основания к вершине листа. Методом скользящей ширины измерены некоторые листья из второй выборки, существенно различавшиеся размерами, ранжированный ряд которых представлен в табл. 5.

Изменение ширины листовой пластинки вдоль средней жилки удовлетворительно моделируется параболой 2-го порядка вида

$$h = a_1 + a_2\ l - a_3\ l^2,$$

где h — скользящая ширина, мм; l — высота замера по средней жилке: a_1, a_2, a_3 — коэффициенты регрессии (рис. 6).

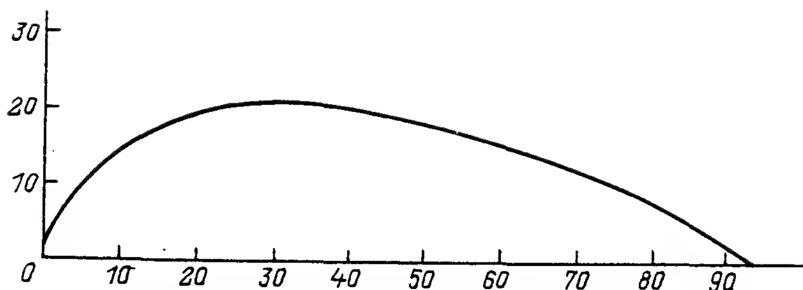


Рис. 6. Изменение ширины листа ($h = a_1 + a_2l - a_3l^2$).
По оси абсцисс — длина, мм; по оси ординат — ширина, мм.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ данных о влиянии величины листа (*A*) и принадлежности к квартилю (*B*) на величину описывающего радиуса (*R*) и угла его разворота (γ)

Источник варьирования	Сумма квадратов отклонений	Степень свободы	Дисперсия	Критерий Фишера *F*			Сила влияния, %
				факт.	$P = 0.05$	$P = 0.01$	
Величина описывающего радиуса (*R*)							
Общее	59862.90	399					
A (величина)	44861.15	99	453.14	9.23	1.15	1.22	74.90
B (квартиль)	415.93	3	132.64	2.83	2.64	3.86	0.01
Случайное	14585.82	297	49.11				
Угол разворота (γ)							
Общее	142136.99	399					
A (величина)	91195.00	99	921.16	5.67	1.15	1.22	64.20
B (квартиль)	2732.39	3	910.80	5.61	2.64	3.86	1.90
Случайное	48209.60	297	162.32				

ТАБЛИЦА 4

Ранжированный ряд результатов замеров листьев методом радиалей

Длина радиали (*R*) при разных углах (φ), град									Площадь *S*, мм²
0	10	20	30	40	50	60	70	*R*, мм	
15/15	11/11	7/4	4/6	0/2				$15.9-1.92\sqrt{\varphi}$	54
25/25	21/20	17/11	12/3	7/2	0/1			$27.4-3.44\sqrt{\varphi}$	169
35/35	21/28	9/23	3/16	0/11	0/3			$36.0-4.45\sqrt{\varphi}$	272
45/45	37/38	33/32	27/27	20/22	13/16	7/6		$48.1-5.70\sqrt{\varphi}$	826
55/55	41/45	30/36	19/21	11/13	5/6	0/1		$59.9-7.19\sqrt{\varphi}$	826
65/65	48/50	37/41	30/32	28/21	5/10	0/2		$70.2-7.88\sqrt{\varphi}$	1258
75/75	55/55	45/48	35/39	26/25	18/15	10/9	0/4	$79.9-8.65\sqrt{\varphi}$	1728
85/85	70/72	42/64	20/57	11/47	1/35	0/26	0/18	$88.8-8.42\sqrt{\varphi}$	2606
95/95	76/72	62/64	50/39	36/27	8/21	0/12	0/5	$103.6-11.40\sqrt{\varphi}$	2863

ТАБЛИЦА 5

Ранжированный ряд результатов замеров листьев методом скользящей ширины

Измерение ширины (h) листовой пластины вдоль жилки с шагом 5 мм																				Площадь S, мм^2
5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	h, мм	
4	4	1																	$1.00+0.90l-0.0600l^2$	47
6	8	4	1																$1.26+1.22l-0.0628l^2$	95
7	9	9	7	3															$1.86+0.98l-0.0352l^2$	148
8	12	15	14	12	5														$2.16+1.62l-0.0486l^2$	328
8	11	13	14	11	6	1													$1.54+1.08l-0.0322l^2$	307
9	13	17	17	16	11	5	1												$1.90+1.40l-0.0392l^2$	452
7	13	16	18	19	20	18	15	8	3										$1.54+1.31l-0.0246l^2$	678
12	20	25	31	30	29	26	19	13	6	3									$4.94+1.66l-0.0308l^2$	1047
10	16	21	24	26	24	23	20	18	12	7	1								$1.68+1.69l-0.0296l^2$	1022
13	19	25	24	31	33	32	30	27	24	18	12	5							$4.16+1.68l-0.0252l^2$	1443
15	21	30	34	38	40	40	40	40	32	24	17	8	1						$3.99+2.03l-0.0292l^2$	1915
15	24	33	27	42	43	45	46	46	43	40	37	31	25	14	2				$4.42+2.12l-0.0266l^2$	2633
21	29	33	36	39	43	44	45	45	44	42	41	40	36	30	22	13	7	1	$8.10+1.69l-0.0190l^2$	3045

Выводы

1. Кривизна края листовой пластинки *V. corymbosum* может быть измерена инструментально и удовлетворительно описывается параболической кривой.

2. Уникальную информацию об индивидуальных особенностях и пропорциях листьев голубики высокой можно получить методом описывающих радиусов.

3. Метод радиалей и метод скользящей ширины дают хорошие результаты в работе с транспортиром и в поле, и в лаборатории.

4. При выделении форм и варьететов целесообразно документировать регистрируемые признаки листьев при помощи их тщательных измерений указанными тремя методами с использованием предложенного транспортира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гедых В. Б. Коэффициенты формы листовой пластинки некоторых брусничных // Лесохозяйственная наука и практика. Минск, 1973. Вып. 23. С. 72—73.

Гедых В. Б. Изменчивость листьев верескоцветных и брусничных // Экология. 1987. № 3. С. 78—83.

Евдокимова Р. М., Жадова О. С. Изучение листовой поверхности *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 953—957.

Шелест А. Е. Микрокалькуляторы в физике. М., 1989. 273 с.

Clark J. H. Leaf characters as a basis for the classification of blueberry varieties // Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 1941. Vol. 38. N 4. P. 441—446.

Gugnacka-Fiedor W. Zmienność morfologiczna i chemiczna liści europejskich populacji *Vaccinium uliginosum* L. // Acta Univ. N. Copernici. 1992. Biologia. 40. T. 79. P. 257—281.

Mukerji H., Negi D., Banerji A. A simple formula for estimating the area growing leaves of *Michelia champaca* Champ. // Proc. Nat. Inst. Sci. India. Pt B. Biol. Sci. 1962. Vol. 28. N 5. P. 115—118.

Институт леса АН Белоруссии
Гомель

Получено 15 V 1995

SUMMARY

The description of a protractor designed for the registration of the limb edge curvature and the results of leaf measurement in *Vaccinium corymbosum* are displayed.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 581.5

ПАМЯТИ И. Л. КОРЕЛЯКОВОЙ (1931—1995)

A. P. BELAVSKAYA, I. M. RASPOPOV, G. V. FEDOROVA.
IN MEMORIAM: I. L. KORELYAKOVA (1931—1995)

9 апреля 1995 г. на 65-м году жизни скончалась Ирина Лукинична Корелякова — известный гидроботаник, доктор биологических наук, посвятившая всю свою сознательную жизнь научному творчеству.



И. Л. Корелякова родилась 1 апреля 1931 г. в Ленинграде в семье служащих. После школы она поступила на биологический факультет Ленинградского государственного университета, который успешно закончила в 1955 г. по кафедре геоботаники. Ее первым руководителем был д.б.н. А. А. Ниценко — прекрасный педагог и вдумчивый ученый, успешно подготовивший свою способную ученицу к исследовательской работе. Выполненная под его руководством дипломная работа «Прибрежно-водная растительность как дополнительный кормовой ресурс в колхозе им. Шверника Приозерского района» позволила И. Л. приобрести первый опыт работы на водоемах. В дипломной работе И. Л. был охвачен широкий круг вопросов — от характеристики абиотических факторов до описания структуры и продуктивности ассоциаций, а также классификации водной растительности; давались и практические рекомендации по использованию макрофитов. Поэтому отнюдь не случайным было назначение И. Л. на работу в Институт биологии водохранилищ АН СССР (ныне Институт внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН), где она проработала 3 года (1955—1958).

В первый же год работы И. Л. Корелякова активно включилась в экспедиционные исследования на Рыбинском водохранилище. Она сразу же проявила себя как энергичный полевой работник и покладистый член экспедиционного коллектива.

В 1956 г. И. Л. принимает участие в выполнении сложной и очень трудоемкой темы по геоботаническому картированию Рыбинского водохранилища. Из-за огромной площади водоема к работе были привлечены ботаники и студенты из разных учреждений и вузов. И. Л. Корелякова возглавила один из отрядов. Работать на водохранилище приходилось в очень тяжелых условиях: частые штормы и ветры, затопленные леса и торфяники, обилие пней и коряг под водой, отсутствие топогра-

фических материалов и бесконечные поломки подвесного мотора — все это, естественно, очень осложняло работу. Но, несмотря на все трудности, И. Л. собрала большой полевой материал, который после обработки вошел в общий отчет по картированию Рыбинского водохранилища.

В 1957—1958 гг. И. Л. Корелякова проводила исследования по слабо освещенной в литературе того времени теме «Разложения водной растительности». Она разработала методику экспериментов и проводила их как в природе, так и в лаборатории. Результаты этих исследований были опубликованы в «Бюллетене института биологии водохранилищ АН СССР».

В 1958 г. И. Л. поступила в аспирантуру Института гидробиологии АН УССР и переехала в Киев. По окончании аспирантуры она осталась работать в этом же институте. В 1964 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему «Высшая водная растительность верхнего Днепра и водоемов его поймы», а в 1971 г. ей было присвоено звание старшего научного сотрудника по специальности «гидробиология».

Более четверти века И. Л. Корелякова была связана с Институтом гидробиологии АН УССР, где за это время выросла в крупного специалиста-гидроботаника, известного как в нашей стране, так и за рубежом. Здесь она принимала участие в разработке крупных коллективных тем, связанных с изучением биологического режима и продуктивности днепровских водохранилищ. Структура фитоценозов, закономерности зарастания водоемов, динамика водной растительности, фитопродукция — вот основные направления ее исследований. Результатом этих работ явились прекрасно написанная монография «Растительность Кременчугского водохранилища» (1977), а также многочисленные публикации как у нас, так и за рубежом. На основе своих работ И. Л. Корелякова неоднократно давала рекомендации по рациональному использованию ресурсов водохранилищ. Итогом «украинского периода» научного творчества И. Л. стала докторская диссертация «Растительность днепровских водохранилищ», защищенная в 1983 г. Результаты этих исследований весьма ценны как для науки, так и для народного хозяйства.

Впервые в гидроботанике был изучен весь комплекс факторов, влияющих на продуктивность зарослей, выяснены роль растительности в евтрофикации водоема, ее влияние на качество воды и другие вопросы.

В 1985 г. И. Л. возвратилась в свой родной Ленинград и поступила на работу в Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) на должность старшего научного сотрудника, с 1991 г. она — ведущий научный сотрудник. Здесь в течение 5 лет (1985—1990) И. Л. собирала материал по зарастанию и продуктивности макрофитов восточной части Финского залива, которая ранее почти не изучалась. На основании собранных материалов ею проведено флористическое и геоботаническое районирование данной территории. Для выяснения роли растительности как естественного биофильтра ею проведено 240 анализов растительных остатков на содержание в них тяжелых металлов. Результатом этих исследований явилась монография «Высшая водная растительность восточной части Финского залива», завершенная ею незадолго до кончины.

Помимо плановых исследований И. Л. много времени уделяла разработке теоретических вопросов гидроботаники. Ею проведен анализ структуры флоры водоемов СССР, сформулирован и обоснован ряд понятий, в том числе таких, как «водная флора», «флора водоема», «зарастание водоема» и т. д. И. Л. Кореляковой разработаны основы теории зарастания крупных водохранилищ умеренной зоны и осуществлено прогнозирование развития водной растительности в этих водоемах, определены принципы классификации мелководий водохранилищ по геоморфологическим и ботанико-географическим признакам.

За свою весьма насыщенную творческую жизнь Ирина Лукинична опубликовала свыше 60 работ, часть из них опубликована за рубежом. Кроме своей непосредственной работы по специальности, И. Л. Корелякова в течение многих лет была членом Ученого и Специализированного советов ГосНИОРХ. Ей поручались рецензирование разных работ, научных планов и отчетов, а также оппонирование диссер-

таций. Всего за 3 дня до ее ухода из жизни успешно защитил кандидатскую диссертацию ее аспирант Г. Ф. Ляшенко из Института биологии внутренних вод РАН. Так замкнулся круг: в этом институте Ирина Лукинична начала свой творческий путь и закончила его, подготовив для этого института продолжателя своего дела. Будучи тяжело больной, она не смогла присутствовать на его защите и уже по телефону узнала об успехе своего ученика.

В заключение еще раз хочется подчеркнуть, что вся жизнь И. Л. Кореляковой — талантливого и трудолюбивого человека — была посвящена науке. В первые годы своей работы в Институте биологии водохранилищ она была жизнерадостной, общительной и веселой. Такой же она была и в Киеве, где, несмотря на интенсивную научную работу, несла много общественных нагрузок. Здесь она пользовалась большим уважением и любовью коллег. В Ленинграде с тяжело больной матерью на руках она несколько замкнулась в себе и целиком ушла в научное творчество. В коллективе ГосНИОРХ ее очень ценили как честного и принципиального человека и ученого. В последние годы, будучи тяжело больной, Ирина Лукинична по-прежнему жила наукой, не имея уже сил на развлечения, посещение друзей, хотя их приход был для нее настоящим праздником. Она до конца своих дней была очень сильным и мужественным человеком, не обременившим собой никого из окружающих.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. Л. КОРЕЛЯКОВОЙ

1958. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. № 1. С. 22—25.

1959. О распаде скошенной прибрежно-водной растительности // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. № 3. С. 13—16.

1963. Водная растительность русла и водоемов дополнительной системы верхнего течения Днепра // Укр. бот. журн. Т. 20. № 2. С. 80—86.

Екологічна характеристика водної рослинності верхнього Дніпра // Питання екології и ценології водних організмів Дніпра. Київ: Вид-во АН УРСР. С. 3—13.

Продуктивність заростей водної рослинності у заплавніх водоемах верхнього Дніпра // Там же. С. 14—21.

1964. Высшая водная растительность Верхнего Днепра и водоемов его поймы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 18 с.

Обзор высшей водной растительности Десны от Макошинского до устья // Десна на территории Украины. Киев: Изд-во АН УССР. С. 74—86.

1965. Районирование Верхнего Днепра, его фитопланктон и высшая водная растительность // Вопросы гидробиологии. М.: Наука. С. 356—367. (Совместно с А. Д. Приймаченко).

Характеристика растительности естественных нерестилищ Кременчугского и Каховского водохранилищ // Тез. докл. Республ. науч. конф. по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного и животного мира». Симферополь. С. 62.

1967. Количественная характеристика растительности придунайских водоемов // Гидробиол. журн. Т. 3. № 1. С. 3—10.

Растительность водохранилищ и ее значение как нерестилищ для рыб (на примере Днепра) // XI Конф. по Дунаю. Киев: Наукова думка. С. 89—92.

Растительный покров и распределение нерестилищ в мелководной зоне верхней части Кременчугского водохранилища // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Наукова думка. С. 351—364.

Физико-географический очерк Днепра и его долины. (Совместно с К. К. Зеровым).

1968. Produktion der höherer Wasservegetation einiger Staubecken der Flachlandströme des europaeischen Teiles der UdSSR // XII Int. Tagung für die Erforschung der Donau und ihrer Nebenflüsse. Bern—Zürich. S. 34—38.

1969. Роль высшей растительности в формировании органического вещества на мелководьях Киевского водохранилища // Второе совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. (Краткое содержание докладов). Ч. II. Пос. Лиственничное-на-Байкале. С. 26—27.

1970. Зарастание мелководий днепровских водохранилищ и роль высшей растительности в их биологическом режиме // Тез. докл. Совещ. по комплексному использованию мелководий водохранилищ в народном хозяйстве. М. С. 46—52.

Продукция высшей водной растительности некоторых водохранилищ равнинных рек европейской части СССР // Охрана рыбных запасов и увеличение продуктивности водоемов южной зоны СССР. Кишинев. С. 167—169.

Рослинність нерестовищ Кременчуцького та Київського водоймищ // Біологія рыб Кременчуцького водоймища. Київ: Наукова думка. С. 5—34.

Химический состав водной растительности Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 6. № 5. С. 20—28.

Productivity of aquatic organism communities of different trophic levels in Kiev reservoir // Preliminary papers for UNESCO-IBP Symp. on productivity problems of freshwaters. Warszawa. Vol. 1. P. 27—33. (Совместно с Д. З. Гак и др.).

1971. Гидробиологический режим мелководий днепровских водохранилищ // Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наукова думка. С. 58—61. (Совместно с Я. Я. Цеебом).

Distribution and productivity of communities of *Phragmites communis* Trin. in Dniepers // Hidrobiologia. Bucureşti. T. 12. P. 149—154.

1972. Продукция высшей водной растительности Киевского водохранилища // Киевское водохранилище. Киев: Наукова думка. С. 155—162.

Продукция сообществ водных организмов на разных трофических уровнях и биотический баланс Киевского водохранилища // Там же. С. 402—410. (Совместно с К. С. Владимировой и др.).

Растительный покров мелководной зоны Киевского водохранилища // Там же. С. 135—155.

Физико-географические особенности Киевского водохранилища // Там же. С. 9—17. (Совместно с К. К. Зеровым).

Productivity of aquetic organism communities of different trophic levels in Kiev reservoir // Productivity problems of freshwaters. Warszawa—Krakow: PWN Polish Sci. Publ. P. 447—455. (Совместно с Д. З. Гак и др.).

1973. До особливостей формування рослинності у штучних водоймах України // Достягнення ботанічної науки на Україні. Київ: Наукова думка. С. 72—73. (Совместно с Г. С. Білокінь).

О некоторых возможностях использования биопродукции днепровских водохранилищ // Тр. Координац. совещ. по гидротехнике. Л. Вып. 83. С. 60—64.

1975. Краткая характеристика мелководий и их растительного покрова в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. Т. 11. № 2. С. 12—17.

Особенности фитоценозов некоторых типов тростниковых зарослей Кременчугского водохранилища // Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины. Киев: Наукова думка. С. 22—25. (Совместно с Л. А. Журавлевой и др.).

Роль высшей растительности в формировании органического вещества на мелководьях Киевского водохранилища // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука. С. 152—156.

Aquatic vascular plant productivity of lakes and reservoirs of the USSR // XII Междунар. бот. конгр. Тез. докл. Л.: Наука. С. 164. (Совместно с И. М. Распоповым, В. А. Экзерцевым).

1977. О роли высшей водной растительности в продуцировании органического вещества в двух днепровских водохранилищах // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Пос. Лиственничное-на-Байкале. С. 33—37.

Растительность водоемов Украины // Первая всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок. С. 73—76.

Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наукова думка. 128 с.

Современное состояние и прогноз развития высшей растительности и перифитона в Кременчугском водохранилище // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Пос. Лиственничное-на-Байкале. С. 133—136. (Совместно с Л. Е. Костиковой).

Production by freshwater vascular plant (macrophyte) communities of lakes and reservoirs in the European part of the USSR // Folia Geobot. Phytotax. Vol. 12. N 1. P. 113—120. (Совместно с И. М. Распоповым, В. А. Экзерцевым).

1979. Водные растения // Украинская Советская Энциклопедия. Т. 2. Киев: УСЭ. С. 276.

Высшая водная растительность // Водохранилища мира. М.: Наука. С. 151—153.

Математическая модель динамики биомассы некоторых водных макрофитов (на примере ценопопуляции *Typha angustifolia* L.) // Гидробиол. журн. Т. 15. № 2. С. 35—41. (Совместно с Т. С. Кучеренко).

(Рец. Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза // Гидробиол. журн. Т. 16. № 5. С. 133—134. (Совместно с И. М. Распоповым).

1981. Закономерности формирования растительности днепровских водохранилищ и ее роль в процессах самоочищения // IV Съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Ч. I. Киев: Наукова думка. С. 122—123. (Совместно с Л. Е. Костиковой).

1982. К вопросу о прогнозировании развития растительности в водохранилищах // VII Съезд Укр. тех. о-ва. Киев. С. 45. (Совместно с Л. Е. Костиковой).

Растительность днепровских водохранилищ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев. 42 с.

1983. О роли высшей растительности в процессах эвтрофирования крупных равнинных водохранилищ (на примере днепровских и волжских) // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Тез. докл. на Третьем всесоюз. симп. Черноголовка. С. 261—262.

О флоре днепровских водохранилищ // Тез. докл. 7-го делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Киев. С. 48. (Совместно с И. Ю. Ивановой).

1986. Высшая водная растительность крупных равнинных водохранилищ // Гидробиол. журн. Т. 22. № 1. С. 8—12.

Современное состояние и задачи гидроботанических исследований в СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 252. С. 69—77. (Совместно с И. М. Распоповым).

1987. Особенности флоры высших растений Невской губы Финского залива // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 266. С. 25—41.

Растительность и особенности зарастания Невской губы Финского залива // Там же. С. 42—50. (Совместно с К. В. Волковым).

1988. Растительность и особенности условий ее обитания в восточной части Финского залива // Вторая всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Тез. докл. Борок. С. 87—89. (Совместно с К. В. Волковым).

1989. Выборгский залив: флора и растительность // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 291. С. 26—43.

Выборгский залив: общая характеристика и районирование // Там же. С. 63—72. (Совместно с К. В. Волковым).

Высшая водная растительность Днепра и днепровских водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка. С. 5—47.

1993. Содержание тяжелых металлов в водных растениях Невской губы и Выборгского залива // Экологическое состояние рыбохозяйственных водоемов бассейна Балтийского моря (в пределах Финского залива). Тез. докл. СПб. С. 28—30.

1996. Высшая водная растительность восточной части Финского залива. СПб.: Наука. (В печати).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Институт озероведения РАН
Государственный
научно-исследовательский
институт озерного и
речного рыбного хозяйства
Санкт-Петербург

Получено 21 III 1996

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

ИЛАРИЯ АЛЕКСЕЕВНА РАЙКОВА (1896—1981) (к 100-летию со дня рождения)

S. S. IKONNIKOV. ILARIA ALEXEEVNA RAIKOVA (1896—1981) (ON THE OCCASION OF HER CENTENARY)

В 1996 г. исполняется 100 лет со дня рождения Иларии Алексеевны Райковой, известного ботаника, родоначальника комплексного изучения природы и ресурсов Памира — уникальной естественной лаборатории для исследования высокогорий и жизни в них.

И. А. прожила большую и яркую жизнь в науке — от экспедиционного коллектора растений до профессора, члена-корреспондента АН Узбекской ССР. Она гармонично сочетала в себе черты ученого-исследователя и воспитателя молодежи. Из 85 прожитых лет 65 она посвятила Ташкентскому университету и Памиру.



Научная и педагогическая деятельность И. В. Райковой многогранна, поскольку И. А. отличалась большой эрудицией и разносторонними интересами. Она оставила заметный след в изучении растительности и пастбищ Памира, его земледельческого освоения. О личных качествах Иларии Алексеевны можно сказать, по воспоминаниям хорошо знавшей ее много лет В. М. Свешниковой (1988 : 7), что «...она была на редкость трудолюбивым человеком, ее отличали богатство натуры, предельная скромность, душевная тонкость и теплота; у нее было множество друзей и несколько поколений учеников, на которых распространялось ее благотворное влияние».

Илария Алексеевна родилась 17 сентября 1896 г. в семье военного священника, который служил в воинской части в селении Ура-Тюбе. Отец был любителем природы, садоводом и даже вел переписку с И. В. Мичуриным. Мать ее любила музыку. Но счастливое детство скоро закончилось: в 9 лет И. А. лишилась матери, а в 13 лет — отца. Поэтому она жила в семье доктора медицины М. И. Тихомирова и подружилась с его детьми, с которыми поддерживала дружеские отношения всю жизнь.

Училась И. А. в Самаркандской гимназии, которую закончила в 1913 г. с золотой медалью. Получив аттестат зрелости, в 1914 г. она поступила на Высшие женские (Бестужевские) курсы. В Петербурге она жила в семье двоюродной сестры Ф. Ф. Александровой. Бестужевские курсы давали слушательницам основательную подготовку, а после Великой Октябрьской революции они получили статус 3-го Петроградского университета. В 1919 г. И. А. Райкова закончила биологическое отделение физико-математического факультета по специальности «ботаника» («с уклоном в систематику и географию растений»). И. А. была оставлена для подготовки



И. А. Райкова и ее любимая собака Кучук
(Памирская биостанция, 1934 г.).

к профессорскому званию при кафедре ботаники, которую возглавлял профессор Н. А. Буш.

Первый гербарий был собран И. А. Райковой еще в студенческие годы в Туркестане, в Аулие-Атинском уезде, на склонах Таласского и Киргизского хребтов (1915—1916 гг.), а в 1918—1919 гг. она собирала гербарий в Ямбургском и Старорусском уездах на северо-западе России. В 1917—1919 гг. она работала в Бюро по прикладной ботанике и селекции и в 1919 г. опубликовала свою первую научную статью «Кендырь».

В 1919 г. И. А. Райкова избирается научным сотрудником Ботанического института АН, где работает в Туркестанском (ныне — Среднеазиатском) гербарии до 1922 г., а в 1920 г. — преподавателем ботаники в организованном Туркестанском государственном университете в Ташкенте, куда получает направление на постоянную работу. В феврале 1920 г. она выехала с первым эшелоном, в котором были оборудование, книги, имущество преподавателей и сами сотрудники. До Ташкента добирались, по воспоминаниям И. А. Райковой (1973), 52 дня, а в сентябре 1920 г. начался первый учебный год в университете. С этого времени до последних дней она была связана с университетом.

И. А. Райкова (вместе с профессорами П. А. Барановым, А. Л. Бродским (зоологом) и В. Г. Мухиным (геологом)) входила в состав редколлегии «Бюллетеня САГУ» (Среднеазиатского государственного университета) и «Трудов САГУ». Она работала на кафедре морфологии и цитологии растений (руководитель — профессор П. А. Баранов). Здесь же ей в 1936 г. по сумме работ без защиты диссертации была присуждена степень кандидата биологических наук.

В 1923—1924 гг. ботаниками САГУ (М. Г. Поповым, А. И. Введенским, В. П. Дробовым, Е. П. Коровиным, М. В. Культиасовым и И. А. Райковой) был выпущен «Определитель растений окрестностей Ташкента», причем, согласно воспо-

минаниям И. А., они сами не только редактировали и вели корректуры, но и помогали печатанию в типографии. Ведь это были годы разрухи.

В 1922—1928 гг. помимо преподавательской работы И. А. собирала гербарий в горах Чимгана и обнаружила 2 новых для науки вида (Райкова, 1923). В 1923 г. начинается «памирский» этап в жизни И. А. Райковой: она участвует в Памирской экспедиции Туркестанского отделения Русского географического общества. Памир надолго околдовал И. А. неповторимой природой, и она посвятила ему бо́льшую часть своей жизни. Итоги первой поездки были опубликованы в статье «Материалы к ботанико-географической характеристике Памира» (Райкова, 1924) — первой работе по ботанической географии этого высокогорного района.

В 1927 г. И. А. Райкова (вместе с П. А. Барановым) была в экспедиции САГУ по труднодоступным долинам Бадахшана; особенно ценная гербарная коллекция (ныне хранится в Гербарии Института ботаники АН Узбекистана в Ташкенте) была собрана ими в долине р. Бартанг.

В 1928—1929 гг. И. А. Райкова (вместе с М. Г. Поповым и П. А. Барановым) участвует в экспедиции Всесоюзного института растениеводства с целью изучения культурных сортов дикорастущих видов винограда в горах Дарваза. Материалы этой экспедиции были обобщены в коллективных монографиях «Дарваз и его культурная растительность» (Баранов, Райкова, 1928), «Виноградарство Нухурии» (Баранов и др., 1930), и «Дикий виноград Средней Азии» (Баранов, Райкова, 1930).

В 1933 г. по инициативе П. А. Баранова организуется Памирская экспедиция САГУ с задачей комплексного изучения природы и ресурсов Памира для его сельскохозяйственного освоения. Для проведения этих работ был образован ряд стационаров. Один из них, заложенный в селении Чечекты, послужил основой для создания Памирской биологической станции, где И. А. проводила многолетние наблюдения за ростом и развитием растений. Она же является основателем станции. За подготовку научных кадров ей в 1936 г. было присвоено звание профессора.

В 1937—1940 гг. И. А. исполняет обязанности директора Памирской биостанции Таджикского филиала АН СССР, а в 1940—1942 гг. назначается ее директором. На Памире Илария Алексеевна вела многочисленные опыты по выращиванию ячменя и овощных культур (редиса, репы и др.) в условиях высокогорий (3850 м над ур. м.). Эти культуры не выращивались до этого местными жителями, и она была пионером сельскохозяйственного освоения высокогорий.

Большое место в работах И. А. на Памире занимает фитомелиорация пастбищ и сенокосов как база местного животноводства. В течение 20 лет она накопила большой экспериментальный материал, который был обобщен в докторской диссертации, оставшейся, к сожалению, неопубликованной.

Докторскую диссертацию на тему «Растительность Восточного Памира и пути создания устойчивой кормовой базы животноводства» И. А. защищает в 1944 г., в 1945 г. решением ВАК ей присуждается ученая степень доктора биологических наук и в том же году — почетное звание Заслуженного деятеля науки Узбекской ССР.

Обширные гербарные сборы И. А. Райковой из различных районов Памира вошли в фонды Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), где они и хранятся в настоящее время. По ним описан ряд новых видов, названных в ее честь (см. далее). В летние полевые сезоны И. А. ежегодно (до 1965 г.) выезжала на памирскую биостанцию и вела полевые наблюдения на своих опытных участках. Она продолжала работать над проблемой улучшения пустынных пастбищ.

Много времени и усилий тратила И. А. на подготовку научных кадров на Памире. Так, под ее руководством по памирским материалам были написаны и успешно защищены 5 кандидатских диссертаций (Н. В. Кузьминой, Е. Г. Кирилловой, С. С. Иконниковым, Г. М. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой). Всего под руководством И. А. были написаны и защищены 22 кандидатские диссертации.

И. А. Райкова и в преклонном возрасте продолжала отдавать много сил для

развития ботаники в Средней Азии, почти ежегодно появлялись ее научные статьи. Ею, согласно данным А. Д. Пятаевой с соавт. (1976), опубликованы 83 работы. Она была ответственным редактором 20 монографий и сборников работ.

В 1953 г. была опубликована книга И. А. Райковой «Сорные растения, вредители и болезни растений на полях Восточного Памира и их происхождение», в которой анализируются экологические особенности и структура важнейших растительных сообществ Памира. В 1950 г. И. А. посещает Монголию в качестве ботаника экспедиции АН СССР по вопросам пастбищного хозяйства, а в 1975 г. участвует в работе XII Международного ботанического конгресса.

Заслуги И. А. Райковой были отмечены правительством: она была награждена двумя орденами Ленина, двумя орденами Трудового Красного Знамени, двумя орденами Знак Почета, орденом Октябрьской революции и рядом медалей, а в 1956 г. избрана членом-корреспондентом АН Узбекской ССР.

В 1940 г. одесские альпинисты, совершавшие восхождение на Памир под руководством А. В. Блещунова, назвали в честь Иларии Алексеевны одну из вершин на гребне хр. Музкол — пик Райковой.

Жизни и деятельности И. А. Райковой посвящены 2 книги — «Илария Алексеевна Райкова» А. Д. Пятаевой, О. В. Масловой, А. И. Кормилицына (Ташкент, 1976) и «Илария Алексеевна Райкова» З. Н. Донцовой (1988), а также десятки статей, из них 2 юбилейные, написанные Е. С. Бородиным (1966) и Ф. Н. Русановым (1968). В указанных книгах приведен полный список научных трудов И. А. Райковой, к которому мы и отсылаем читателя.

Илария Алексеевна скончалась 24 октября 1981 г. и похоронена на городском кладбище в Ташкенте. Но выросшие под ее крылом «памирцы» и сегодня тепло вспоминают Иларию Алексеевну — этого отзывчивого, доброго человека; многим из них она помогла выбрать путь в науке. И. А. была отличным рассказчиком, страстным фотографом (хотя сама не любила фотографироваться). Особенно хороши были ее слайды в последние годы, например, об интересной поездке в Индию. Мы, «памирцы», собираясь вместе, всегда вспоминаем светлый образ первооткрывательницы памирских тайн Иларии Алексеевны Райковой, энтузиаста освоения этих суровых, но романтических пространств.

Виды растений, опубликованные и намеченные И. А. Райковой

Ammodendron longiracemosum Raik. 1922, Бот. матер. (Петроград), 3, 40-41 : 163, «H. Ra.» (*Fabaceae*).

Crataegus remotilobata Raik. ex M. Pop. 1929, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 22, 3 : 438 (*Rosaceae*).

Ranunculus sceleratiformis Raik. 1923, Бот. матер. (Петроград), 4, 21-22 : 171. «H. Ra.» (*Ranunculaceae*).

Silene adenopetala Raik. 1923, Бот. матер. (Петроград), 4, 21-22 : 169, «H. Ra.» (*Caryophyllaceae*).

Таксоны, названные в честь И. А. Райковой

Виды

***Acantholimon hilariae* Ikonn. 1963**, Бот. матер. БИН АН СССР, 22 : 12, «Hilariae» (*Limoniaceae*).

***A. raikoviae* Czerniak. ex Lincz. 1986**, Фл. ТаджССР, 8 : 481, 20. «Raikoviae» (*Limoniaceae*).

***Astracantha hilariae* (Boriss.) Czer. 1995**, Vasc. pl. Russ. adj. st.: 230. — *Tragacantha hilariae* Boriss. 1937, Фл. Таджикистана, 5 : 683, 493, «*Hilariae*» (*Fabaceae*).

Astragalus hilariae **(Boriss.) Širjaev, 1939,** Feddes Repert. 47, 45-49 : 256. — *Tragacantha hilariae* Boriss. 1937, Фл. Таджикистана, 5 : 683, «*Hilariae*» (*Fabaceae*).

A. hilariae **(Boriss.) Boriss. nom. superfl. 1946**, Фл. СССР, 12 : 360, «*Hilariae*». — *Astragalus hilariae* (Boriss.) Širjaev, 1939, Feddes Repert. 47, 45-49 : 256. — *Tragacantha hilariae* Boriss. 1937, Фл. Таджикистана, 5 : 683, «*Hilariae*» (*Fabaceae*).

Clematis hilariae **Kovalevsk. 1967**, Бот. матер. Герб. Инст. бот АН УзССР (Ташкент), 18 : 34, «S. Koval» (*Ranunculaceae*).

Corispermum hilariae **Iljin, 1936**, Фл. СССР, 6 : 874, 154, «*Hilariae*» (*Chenopodiaceae*).

Cousinia hilariae **Kult. 1929**, Тр. САГУ, сер. VIIIв, 6 : 22, «*Hilariae*» (*Asteraceae*).

Delphinium raikoviae **Pachom. 1972**, Опред. раст. Ср. Азии, 3 : 241, 174 (*Ranunculaceae*).

Piptatherum hilariae **Pazij, 1948,** Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. АН УзССР (Ташкент), 10 : 20, «*Hilariae*» (*Poaceae*).

Taraxacum raikoviae **Vainb. 1991**, Фл. ТаджССР, 10 : 462, 361, «*Raikoviae*» (*Asteraceae*).

Tragacantha hilariae **Boriss. 1937**, Фл. Таджикистана, 5 : 683, 493, «*Hilariae*». — *Astracantha hilariae* (Boriss.) Czer. 1995, Vasc. pl. Russ. adj. st.: 230.

Подвид

Piptatherum hilariae **subsp. *hilariae*: Цвел. 1976**, Злаки СССР: 602 (*Poaceae*).

Разновидность

Triticum aestivum L. **var. *raikoviae* Udaczin, 1969**, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 40, 2 : 40, «*Raikoviae*».

Сорт

Сорт тюльпана **«Профессор Райкова—1263»: Бочанцева, 1969**, Новые сорта тюльпанов: 10.

Дополнение к списку опубликованных работ И. А. Райковой[1]

1975

К морфологии *Artemisia pamirica* в условиях Ташкента // Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 12. С. 83—95. (Совместно с Е. С. Бородиным).

1977

К цитоэмбриологии низвецкий // Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 14. С. 112—120. (Совместно с З. М. Пащенко).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов П. А.. Райкова И. А. Дарваз и его культурная растительность // Изв. о-ва для изучения Таджикистана и иранских народностей за его пределами. 1928. Т. 1. С. 1—101.

Баранов П. А., Попов М. Г., Райкова И. А. Виноградарство Нухурии. Опыт районной ампелографии // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1930. Т. 24. Вып. 1. С. 167—282.

Баранов П. А., Райкова И. А. «Дикий» виноград Средней Азии. II. Дарваз // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1930. Т. 24. Вып. 1. С. 319—351.

Борисова А. Г. Род Трагаканта — *Tragacantha* Mill. // Флора Таджикистана. М.—Л., 1937. Т. 5. С. 479—497.

---

[1] Полный список работ опубликован в книге «Илария Алексеевна Райкова» (Пятаева и др., 1976).

Борисова А. Г. Род *Astragalus* L., подрод *Tragacantha* Bge. // Флора СССР. М.—Л., 1946. Т. 12. С. 318—382.

Бородин Е. С. Илария Алексеевна Райкова (к 70-летию со дня рождения) // Узб. биол. журн. 1966. № 6. С. 65—66.

Бочанцева З. П. Новые сорта тюльпанов селекции Ботанического сада АН УзССР. Ташкент, 1969. 53 с.

Вайнберг Т. И. Род Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. // Флора Таджикской ССР. Л., 1991. Т. 10. С. 359—413.

Донцова З. Н. Илария Алексеевна Райкова. 1896—1981. Л., 1988. 134 с.

Иконников С. С. Новые виды флоры Памира // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. 1963. Т. 22. С. 8—14.

Ильин М. М. Род Верблюдка — *Corispermum* L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 135—158.

Ковалевская С. С. Новый вид *Clematis* с Западного Памира // Бот. матер. Герб. Ин-та бот. АН УзССР. Ташкент, 1967. Вып. 18. С. 34—36.

Культиасов М. В. Материалы к познанию туркестанских видов рода *Cousinia* // Тр. САГУ. Сер. VIIIв. Ботаника. Ташкент, 1929. Вып. 6. С. 1—28.

Линчевский И. А. Сем. Кермековые — *Limoniaceae* Lincz. // Флора Таджикской ССР. Л., 1986. Т. 8. С. 10—52.

Определитель растений окрестностей Ташкента / Под ред. М. Г. Попова. Сост. А. И. Введенский, В. П. Дробов, Е. П. Коровин, М. В. Культиасов, М. Г. Попов, И. А. Райкова. Ташкент, 1923. Вып. 1. С. 1—80; 1924. Вып. 2. С. 81—160.

Пазий В. К. Новые злаки из Средней Азии // Бот. матер. Герб. Ин-та бот. и зоол. АН УзССР. Ташкент, 1948. Вып. 10. С. 20—21.

Пахомова М. Г. Род *Delphinium* L. — Живокость // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 156—181, 238—242.

Попов М. Г. Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии // Тр. Бюро по прикл. бот. и сел. 1929. Т. 22. Вып. 3. С. 241—283.

Пятаева А. Д., Маслова О. В., Кормилицын А. И. Илария Алексеевна Райкова. Ташкент, 1976. 44 с.

Райкова И. А. Кендырь. Пг., 1919. 25 с. (Матер. изуч. естеств. производ. сил России).

Райкова И. А. Новый *Ammodendron* с острова Токмак-ата на Аральском море // Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада РСФСР. Пг., 1922. Т. 3. Вып. 40-41. С. 163—164.

Райкова И. А. Два новых вида растений из Средней Азии // Бот. матер. герб. Гл. бот. сада РСФСР. Пг., 1923. Т. 4. Вып. 21-22. С. 169—172.

Райкова И. А. Материалы к ботанико-географической характеристике Памира // Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. о-ва. 1924. Т. 17. С. 61—86.

Райкова И. А. Сорные растения, вредители и болезни на полях Восточного Памира // Тр. САГУ. Нов. сер. Вып. 41. Биол. науки. 1953. Кн. 14. С. 1—80.

Райкова И. А. Родоначальник вузов Советского Востока // Ветераны труда рассказывают. Ташкент, 1973. С. 207—217.

Русанов Ф. Н. Илария Алексеевна Райкова (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 130—136.

Свешникова В. М. От редактора // З. Н. Донцова. Илария Алексеевна Райкова. 1896—1981. Л., 1988. С. 5—7.

Удачин Р. А. Пшеницы Таджикистана // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1969. Т. 40. Вып. 2. С. 32—46.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge, 516 p,

Sirjaev G. Conspectus Tragacantharum (*Astragalus* L. subgenus *Tragacantha* Bge.). II // Feddes Repert. 1939. Vol. 5. N 45-49. P. 225—256.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 IV 1996

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.26

VI ШКОЛА ДИАТОМОЛОГОВ
(Минск, 15—18 мая 1995 г.)

I. V. MAKAROVA, N. I. STRELNIKOVA, B. P. VLASSOV, G. K. KHURSEVICH.
THE VI WORKSHOP OF DIATOMOLOGISTS (MINSK, MAY 15—18 1995)

С 15 по 18 мая 1995 г. в пригороде Минска (Зеленое) на базе Биологической станции Белорусского государственного педагогического университета была проведена VI Школа диатомологов на тему «Экология и география диатомовых водорослей». Организаторами Школы были Белорусский государственный педагогический университет и географический факультет Белорусского государственного университета. В состав оргкомитета вошли: И. В. Макарова — научный руководитель Школы (Ботанический институт им. В. Л. Комарова — БИН РАН, Санкт-Петербург), Н. И. Стрельникова (Санкт-Петербургский государственный университет — СПбГУ), Б. П. Власов (Белорусский государственный университет — БГУ, Минск), А. А. Свирид (Белорусский государственный педагогический университет — БГПУ, Минск).

В работе Школы приняли участие 22 специалиста из 13 учреждений 5 городов России (Москвы, С.-Петербурга, Иркутска, Якутска, Апатитов), 2 специалиста из Белоруссии (Минск, Гродно) и 2 — с Украины (Киев, Карадаг). Первое заседание Школы открыла председатель Альгологической секции РБО **И. В. Макарова**, с приветствиями и пожеланиями к участникам обратились члены оргкомитета **Н. И. Стрельникова** и **Б. П. Власов**.

Всего по программе Школы было заслушано 24 доклада (включено 28). Опубликованы тезисы всех включенных в программу докладов (5 п. л.). Половина докладов (12) была посвящена экологии диатомовых водорослей. Среди докладов преобладали сообщения об экологии современных пресноводных диатомовых водорослей: авторы **Г. М. Михеева**, **Т. А. Макаревич**, **З. И. Горелышева**, **А. А. Свирид** (Минск); об экологии диатомовых из донных осадков: авторы **Л. Я. Каган** (Апатиты), **Н. Н. Давыдова**, **М. Я. Пушенко**, **Ю. Г. Тетерин** (С.-Петербург); о диатомовых водорослях из плейстоценовых отложений: авторы **З. В. Алешинская**, **В. С. Гунова** (Москва); 2 доклада были посвящены экологии морских диатомей: автор **Р. М. Гогорев** (С.-Петербург). Особо следует отметить 2 доклада по методике изучения водных экосистем: автор **С. С. Баринова** (Москва). По географии современных и ископаемых диатомовых водорослей было прослушано 5 докладов: **Н. И. Стрельниковой** (С.-Петербург), **И. И. Васильевой** (Якутск), **Г. К. Хурсевич** (Минск), **А. П. Ольштынской** (Киев), **О. В. Бабаназаровой** (Иркутск). Кроме того, были сделаны доклады по морфологии и систематике диатомовых: авторы **Т. Ф. Козыренко**, **И. В. Макарова** (С.-Петербург), **А. П. Ольштынская** (Киев), **Е. В. Лихошвай**, **О. В. Бабаназарова** (Иркутск); обсуждались вопросы биологии и размножения диатомовых водорослей: авторы **Н. А. Давидович**, **А. М. Рощин** (Карадаг). В дискуссии по терминологии и понятиям, употребляемым при описании морфологии диатомей, участвовали **Н. А. Давидович** (Карадаг), **Б. П. Власов** (Минск), **И. И. Васильева** (Якутск), **Е. В. Пшенникова** (Иркутск), **И. В. Макарова** (С.-Петербург).

Ряд докладов был посвящен мало разработанным в отечественной диатомологии

проблемам: «Системная модель для определения степеней риска водных экосистем» (С. С. Баринова, Москва), «Принципы и методы фитогеографии, применительно к диатомовым водорослям» (Н. И. Стрельникова, С.-Петербург), «Основные закономерности развития пресноводной диатомовой флоры Беларуси в позднем кайнозое» (Г. К. Хурсевич, Минск).

Все доклады были построены на большом фактическом материале, хорошо продуманном и доложенном авторами. Порадовали выступления молодых специалистов — А. А. Свирид, М. Я. Пушенко, Р. М. Гогорева, хорошо владеющих исследуемым материалом и продемонстрировавшим способность анализировать и обобщать полученные результаты.

На заключительном заседании обсуждались доклады и состоялась дискуссия по наиболее важным и интересным направлениям в диатомологии. Было единодушно отмечено положительное значение всех проведенных школ, их необходимость особенно в настоящее время, когда диатомологи СНГ испытывают трудности из-за отсутствия постоянных контактов в связи с распадом Советского Союза.

Следующую VII Школу запланировано провести в 1999 г. в пос. Борок (Институт биологии внутренних вод РАН) на тему «Изученность диатомовых водорослей и перспективы развития диатомологии в России и странах СНГ» и посвятить ее 100-летию со дня рождения В. С. Шешуковой-Порецкой.

В заключение были приняты следующие рекомендации.

1. Приступить к созданию базы данных по диатомовым водорослям в разных регионах СНГ.

2. Начать подготовку «Атласа карт ареалов диатомовых водорослей», для чего провести картирование некоторых морских и пресноводных современных и ископаемых диатомей.

3. Рекомендовать к началу работы следующей Школы подготовить заказные лекции по отдельным проблемам изучения диатомовых водорослей.

4. Дать обзор многочисленных новейших номенклатурных изменений, произошедших в систематике диатомовых водорослей.

5. Рекомендовать в период между VI и VII школами провести научный семинар по важным текущим вопросам диатомологии.

© *И. В. Макарова, Н. И. Стрельникова, Б. П. Власов, Г. К. Хурсевич*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный
университет
Белорусский государственный
университет
Институт геологических наук
АН Белоруссии
Минск

Получено 26 II 1996

С 1996 года

в целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 9)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 9)

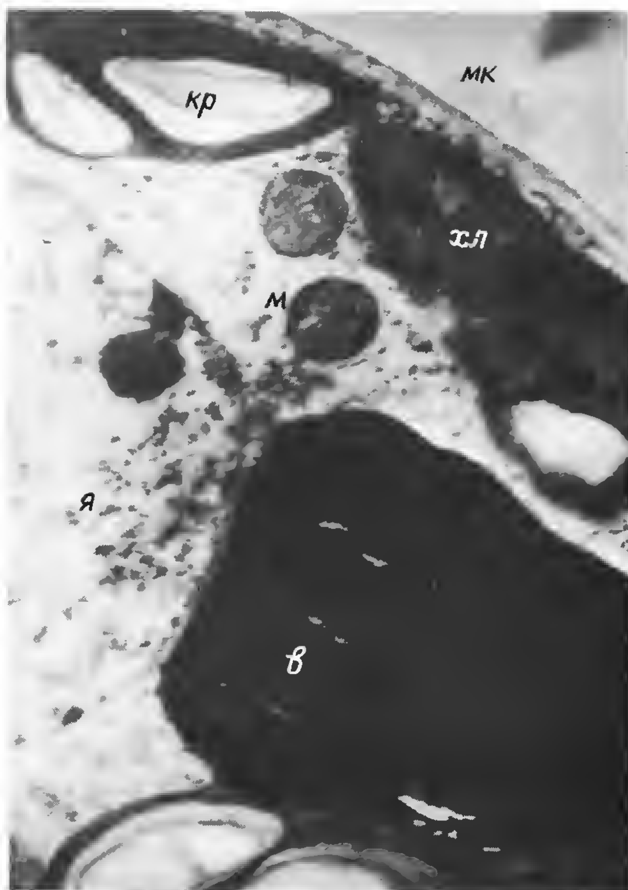
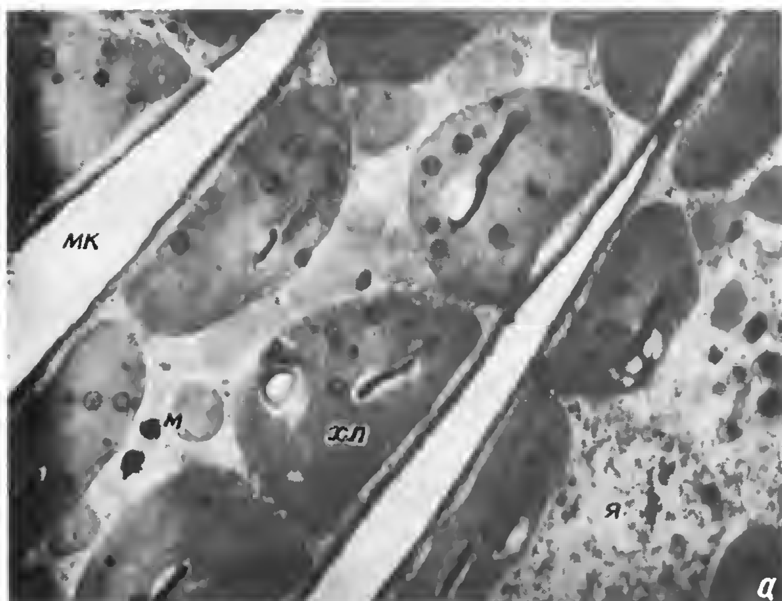


Таблица 1. Фрагмент клетки палисадной паренхимы листа березы в норме (× 10 000).
в — вакуоль, *м* — митохондрия, *мк* — межклетник, *кр* — крахмал, *хл* — хлоропласт, *я* — ядро.



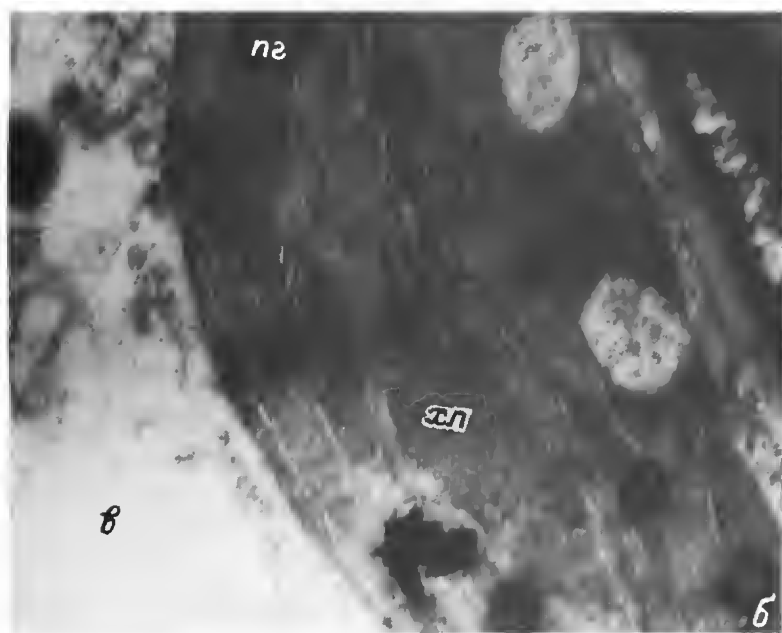
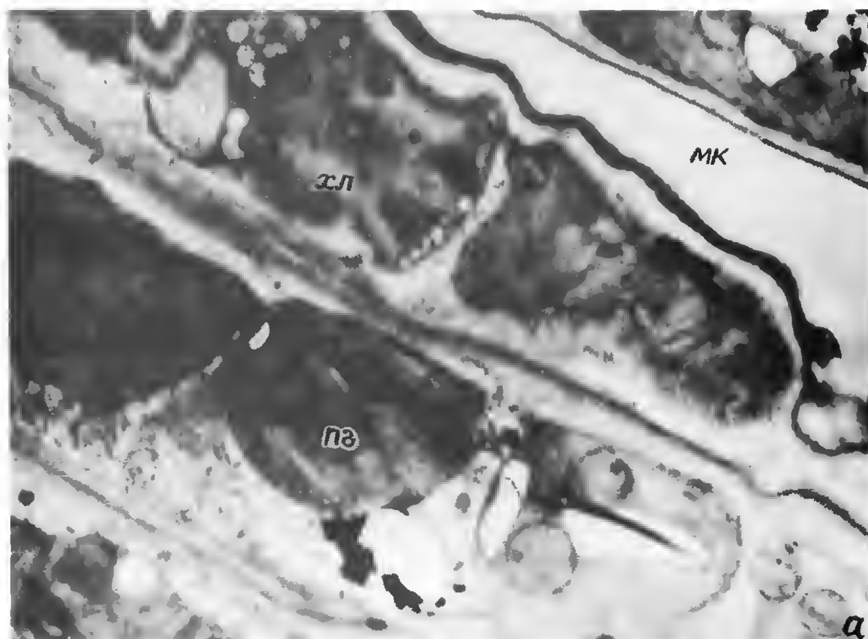


Таблица II. Клетки палисадной паренхимы (*а* — × 6000) и фрагмент хлоропласта (*б* — × 14 000) у крупных листьев березы.

пг — пластоглобулы. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.



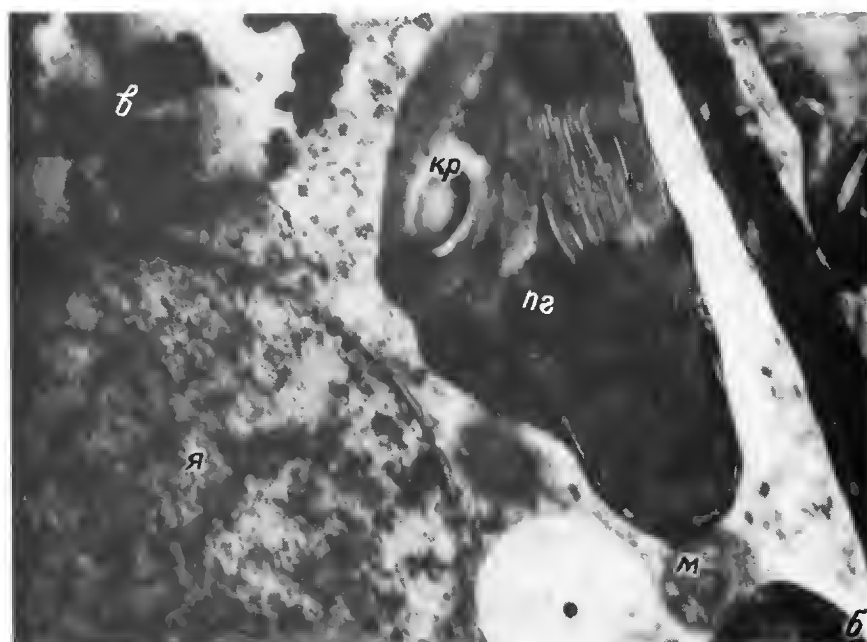


Таблица III. Структура клеток палисадной паренхимы у мелких листьев березы (*а* — × 6000; *б* — × 10 000).

Обозначения те же, что и на табл. I, II.



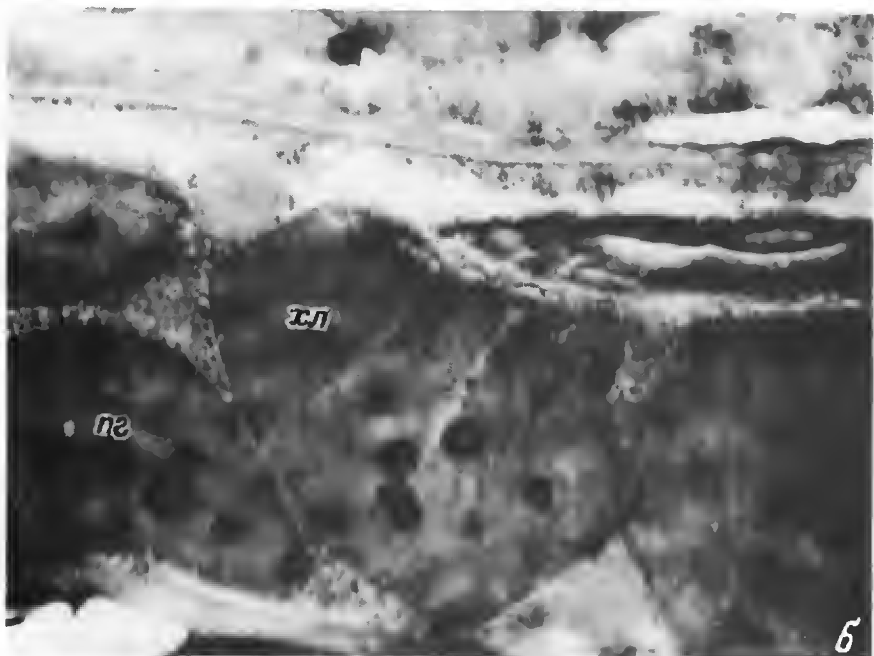


Таблица IV. Фрагменты клеток палисадной паренхимы у хлорозных листьев березы (*а* — × 6000; *б* — × 8000).

Обозначения те же, что и на табл. I, II.

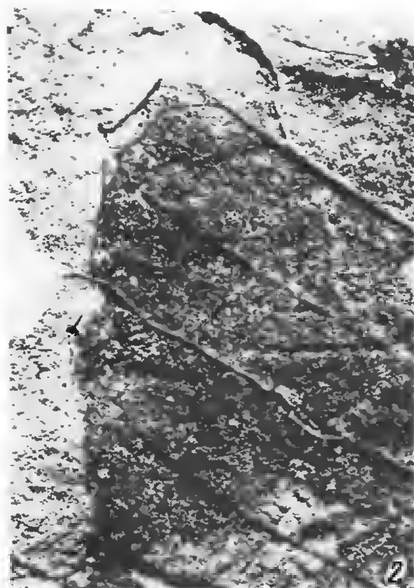






Таблица I. *Macginitiea latiloba.*

1 — голотип, колл. БИН 960-9 (мыс Ребро), обр. 1206, увел. 0.66; 2 — деталь листа с зубчатым краем, увел. 3; *3* — деталь листа с цельным краем, увел. 3.

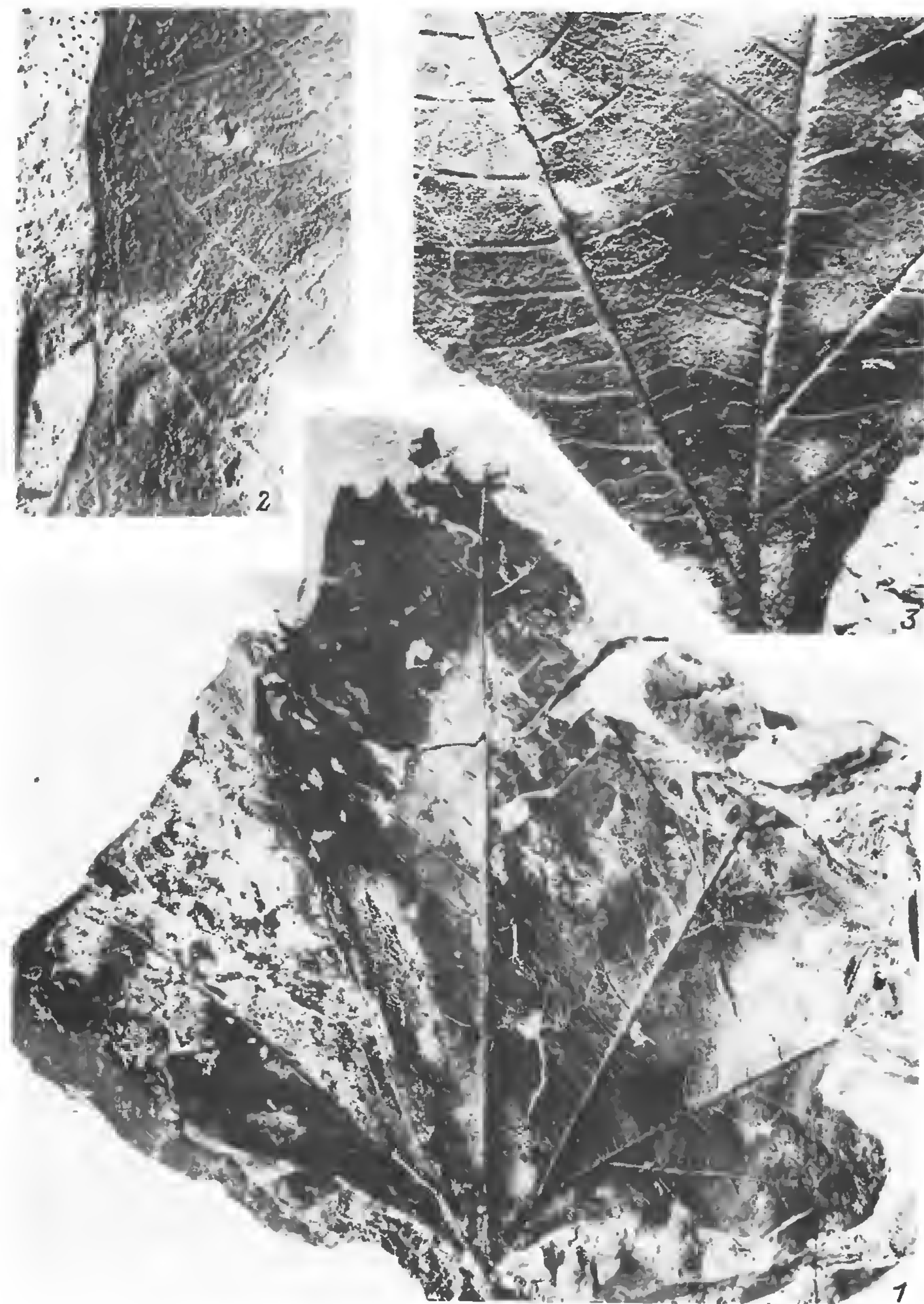


Таблица II. *Macginitiea latiloba.*

1 — голотип, колл. БИН 960-9 (мыс Ребро), обр. 1204, увел. 0.4; *2* — деталь листа с цельным краем, увел. 2; *3* — деталь сектора листа при основании, нат. вел.

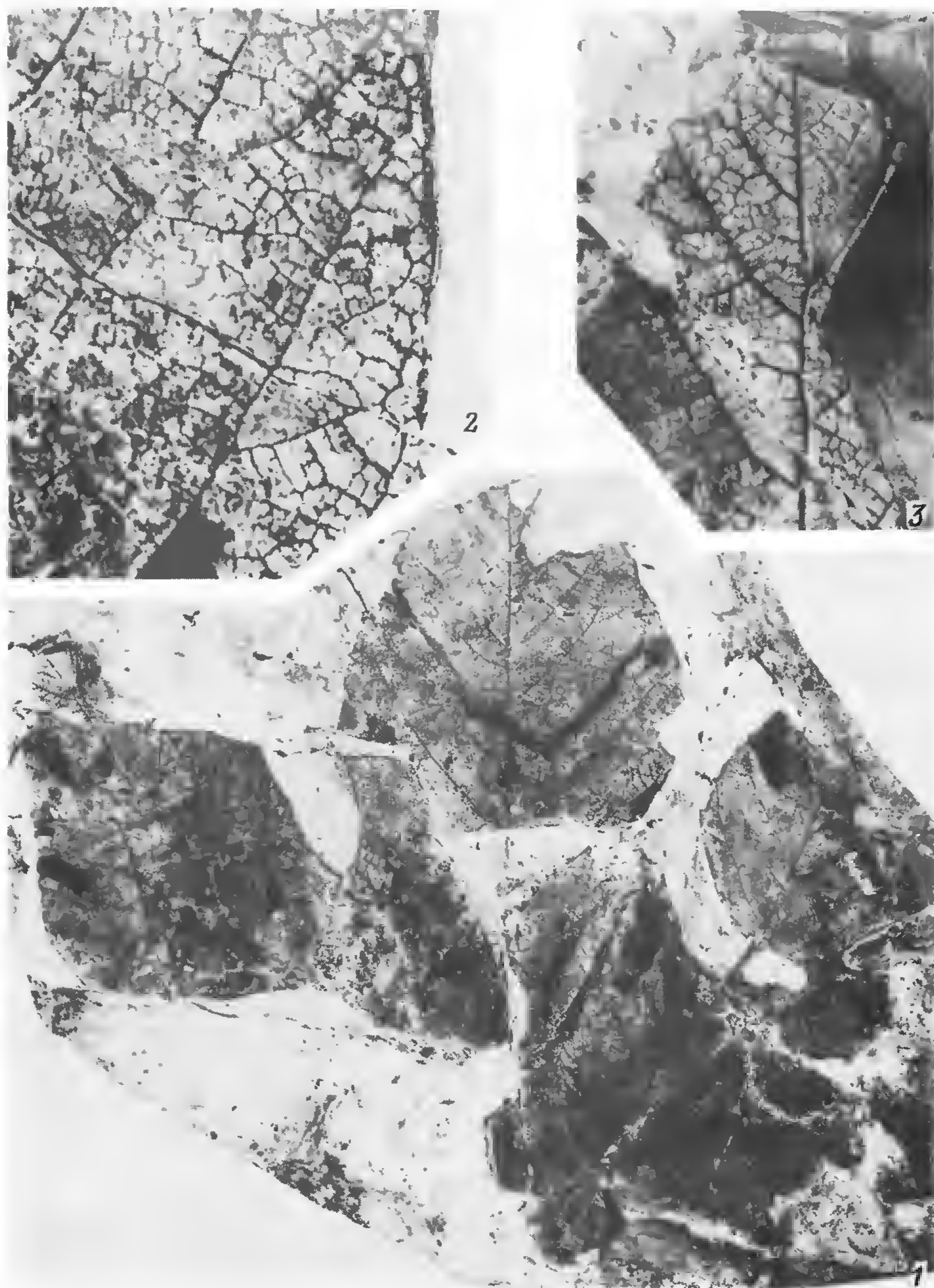


Таблица III. *Macginitiea grandifolia.*

1 — голотип, колл. БИН 960-30 (р. Пылгаваям), обр. 3650, увел. 0.21; *2* — деталь листа с цельным краем, нат. вел.; *3* — деталь листа с зубчатым краем, нат. вел.

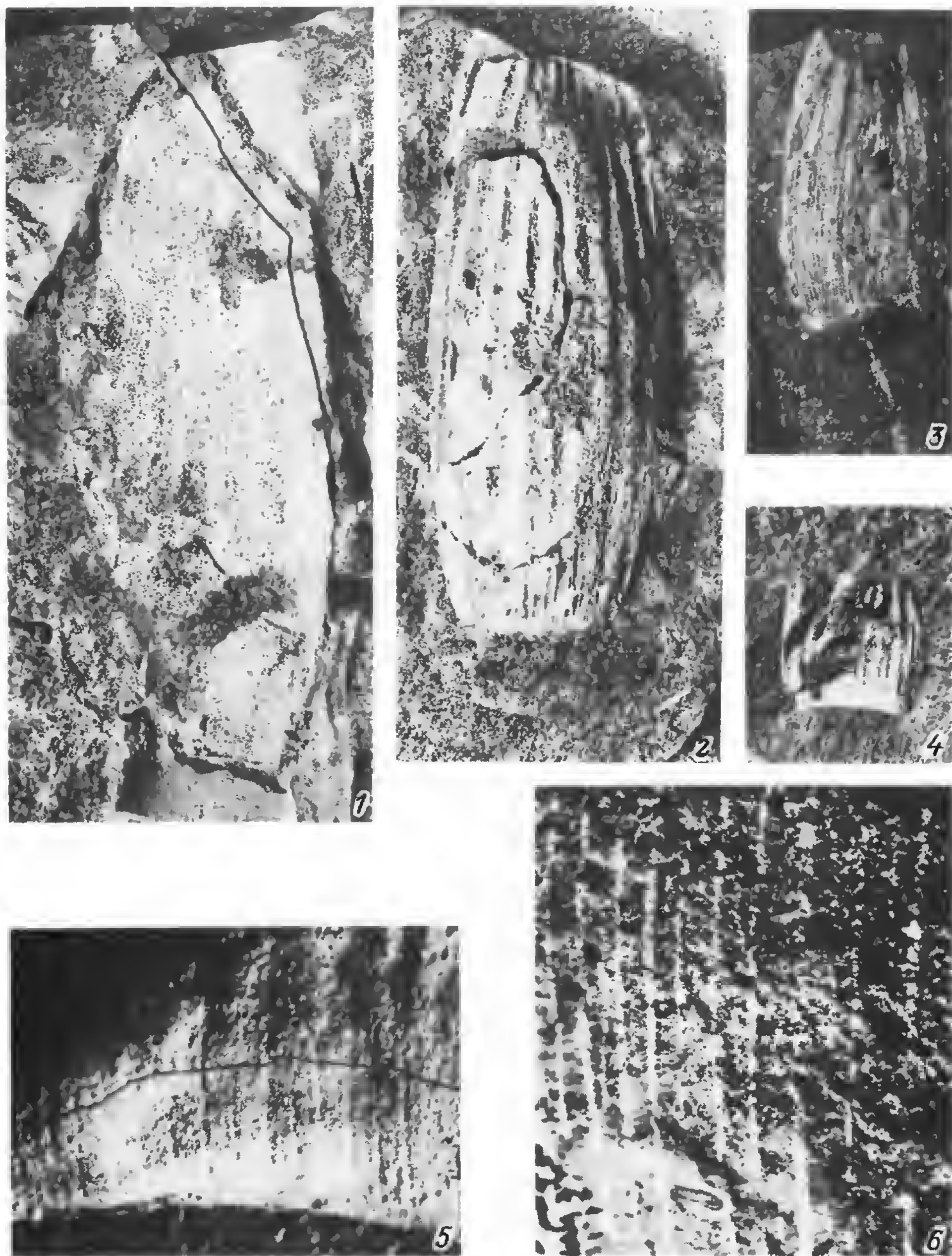


Таблица IV. *Macginitiea grandifolia* , почечные чешуи.

Колл. БИН 960-30 (р. Пылгаваям), обр. 3577, 3559, 3555, 3561; *1—4* — общий вид, нат. вел.; *5, 6* — детали поверхности: *5* — увел. 3, *6* — увел. 4.